

Série A. N° 1150.
N° d'ordre 2010.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Jean MOTTE

CHEF DES TRAVAUX A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE MONTPELLIER

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE CYTOLOGIQUE
DES MUSCINÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **20 JUIN** 1928 devant la Commission d'examen.

MM. WINTREBERT... *Président.*

DEREIMS..... }
GUILLIERMOND. } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

—
1928



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Série A. N° 1150.

N° d'ordre 2010.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Jean MOTTE

CHEF DES TRAVAUX A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE MONTPELLIER

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE CYTOLOGIQUE
DES MUSCINÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **20 JUIN** 1928 devant la Commission d'examen.

MM. WINTREBERT ... *Président.*

DEREIMS..... }
GUILLIERMOND. } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

—
1928

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *professeur*, Physique du globe.
Doyens honoraires..... P. APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. { P. PUISEUX.
V. BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.

Émile PICARD..... Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KÖNIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET..... Électrotechnique générale.
F. WALLERANT..... Minéralogie.
H. ANDOYER..... Astronomie.
P. PAINLEVÉ..... Mécanique analytique et mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND..... Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE..... Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY..... Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN..... Chimie minérale.
Émile BOREL..... Calcul des probabilités et physiques mathématiques.
L. MARCHIS..... Aviation.
Jean PERRIN..... Chimie physique.
Rémy PERRIER..... Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM..... Physique.
M. MOLLIARD..... Physiologie végétale.
E. CARTAN..... Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE..... Physiologie générale.
E. VESSIOT..... Théorie des fonctions et théorie des transformations.

Professeurs..... A. COTTON..... Physique générale.
J. DRACH..... Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY..... Physique.
Charles PÉREZ..... Zoologie.
Léon BERTRAND..... Géologie appliquée et géologie régionale.
R. LESPIEU..... Théories chimiques.
E. RABAUD..... Biologie expérimentale.
P. PORTIER..... Physiologie comparée.
É. BLAISE..... Chimie organique.
P.-A. DANGEARD..... Botanique.
Paul MONTEL..... Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT..... Anatomie et histologie comparées.
O. DEBOSQ..... Biologie maritime.
G. JULIA..... Mathématiques générales.
A. JOB..... Chimie générale.
A. MAILHE..... Étude des combustibles.
L. LUTAUD..... Géographie physique.
Eugène BLOCH..... Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT..... Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB..... Géologie.
N..... Chimie appliquée.



E. HÉROUARD.....	Zoologie	H. BÉNARD.....	Physique (P. C. N.).
E. PÉCHARD.....	Chimie (Enseignement P. C. N.).	E. DARMOIS.....	Physique.
V. AUGER.....	Chimie analytique.	G. BRUHAT.....	Physique.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	H. MOUTON.....	Chimie physique.
A. GUILLER.....	Physique.	L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
C. MAUGUIN.....	Minéralogie.	M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.
L. BLARINGHEM.....	Botanique.	A. DUFOUR.....	Physique (P. C. N.).
A. MICHEL-LÉVY.....	Pétrographie.	F. PICAUD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
A. DEREIMS.....	Géologie.	ROBERT-LÉVY.....	Zoologie.
R. DONGIER.....	Physique du globe.	L. DUNOYER.....	Optique appliquée.
A. DENJOY.....	Calcul différentiel et calcul intégral.	A. GUILLIERMOND.....	Botanique (P. C. N.).
		A. DEBIENNE.....	Radioactivité.

Secrétaire..... Daniel TOMBECK.

A

MONSIEUR LE PROFESSEUR GUILLIERMOND

*en témoignage
de respectueux attachement.*

J. M.

Sarà tanto di guadagnato per la scienza se, abbandonando la pretesa di costruire edifici, che troppe volte si risolvono in castelli aerei, per ora ci atterremo al modesto compito di indagare con pazienza i fatti.

C. GOLGI ([1898 *a*], p. 651).

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE CYTOLOGIQUE DES MUSCINÉES

Par Jean MOTTE

SOMMAIRE

	Pages.
INTRODUCTION	298
PREMIÈRE PARTIE. — TERMINOLOGIE	300
CHAPITRE PREMIER. — L'individu végétal	302
GAMÉTOPHYTE ET SPOROPHYTE	302
THALLE, AXE ET PHYLLIDIE	302
CELLULE INITIALE, CELLULE APICALE ET CELLULE GÉNÉRATRICE.	303
ANTHÉRIDIE, TISSU SPERMATOGÈNE, SPERMATIDE, SPERMA- TOZOÏDE..	304
ARCHÉGONE ET ŒUF.....	306
PLACENTA, SPOROGONE, PÉDONCULE, URNE, COL, APOPHYSE, SPORANGE.....	306
ARCHESPORIUM, TISSU SPOROGÈNE, SPOROGONIE, SPORE.....	307
CHAPITRE II. — Les constituants cellulaires	309
PROTOPLASME ET CYTOPLASME	309
LEUCITE, PLASTE ET PLASTIDE.....	309
CHONDRIOME	311
CORPS CENTRAL	313
NUCLÉOLE, PLASMOSOME, CARYOSOME.....	314
DEUXIÈME PARTIE. — TECHNIQUE	315
CHAPITRE PREMIER. — Examen du matériel vivant	317
CHONDRIOME	317
AMIDON	318
VACUOLES	318
SUBSTANCES GRASSES.....	319
CHAPITRE II. — Fixation	320
CHONDRIOME	320
SUBSTANCES GRASSES.....	321

NOYAU.....	322
APPAREIL RÉTICULAIRE INTERNE.....	323
CHAPITRE III. — Inclusion	325
CHAPITRE IV. — Coloration	326
COLORANTS BASIQUES	326
COLORANTS ACIDES	327
HÉMATOXYLINE	328
 TROISIÈME PARTIE. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES MOUSSES ..	330
CHAPITRE PREMIER. — Cellule génératrice de l'axe	331
§ I. HISTORIQUE	331
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	333
1. Matériel vivant.....	333
<i>Mnium punctatum</i>	334
<i>Hypnum fluitans</i>	334
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	335
<i>Hypnum fluitans</i>	335
<i>Grimmia crinita</i>	336
<i>Rhynchostegium Megapolitanum</i>	336
3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	336
<i>Hypnum fluitans</i>	336
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	337
CHAPITRE II. — Axe	340
§ I. HISTORIQUE	340
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	341
1. Matériel vivant.....	341
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD)	341
<i>Hypnum fluitans</i>	342
<i>Rhynchostegium Megapolitanum</i>	342
3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	343
<i>Hypnum fluitans</i>	343
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	344
CHAPITRE III. — Phyllidie	347
§ I. HISTORIQUE	347
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	348
1. Matériel vivant.....	348
<i>Mnium punctatum</i>	348
<i>Rhynchostegium Megapolitanum</i>	350
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	350
<i>Hypnum fluitans</i>	350
<i>Rhynchostegium Megapolitanum</i>	351
<i>Hylocomium splendens</i>	351
3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	352
<i>Hypnum fluitans</i>	352

§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	352
-----------------------------------	-----

CHAPITRE IV. — Premiers stades de l'anthéridie (jusqu'à la différenciation de l'assise pariétale).....	356
--	-----

§ I. HISTORIQUE	356
-----------------------	-----

§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	356
-------------------------------------	-----

1. Matériel vivant.....	357
-------------------------	-----

<i>Mnium spinosum</i>	357
-----------------------------	-----

<i>Mnium punctatum</i>	358
------------------------------	-----

2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	359
---	-----

<i>Mnium spinosum</i>	359
-----------------------------	-----

<i>Mnium punctatum</i>	360
------------------------------	-----

<i>Mnium affine</i>	361
---------------------------	-----

3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	362
---	-----

<i>Mnium punctatum</i>	362
------------------------------	-----

<i>Funaria hygrometrica</i>	363
-----------------------------------	-----

§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	363
-----------------------------------	-----

CHAPITRE V. — Évolution du tissu spermatogène (de la cellule initiale à la spermatide).....	366
---	-----

§ I. HISTORIQUE	366
-----------------------	-----

§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	368
-------------------------------------	-----

1. Matériel vivant.....	368
-------------------------	-----

<i>Mnium punctatum</i>	368
------------------------------	-----

2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	369
---	-----

<i>Mnium spinosum</i>	369
-----------------------------	-----

<i>Mnium affine</i>	370
---------------------------	-----

<i>Mnium punctatum</i>	371
------------------------------	-----

3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	372
---	-----

<i>Mnium affine</i>	372
---------------------------	-----

<i>Funaria hygrometrica</i>	373
-----------------------------------	-----

4. Matériel fixé (méthode de BATAILLON).....	373
--	-----

<i>Mnium affine</i>	373
---------------------------	-----

§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	375
-----------------------------------	-----

CHAPITRE VI. — Évolution du tissu spermatogène (transformation de la spermatide en spermatozoïde).....	384
--	-----

§ I. HISTORIQUE	384
-----------------------	-----

§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	390
-------------------------------------	-----

1. Matériel vivant.....	390
-------------------------	-----

<i>Mnium punctatum</i>	391
------------------------------	-----

<i>Mnium affine</i>	394
---------------------------	-----

<i>Polytrichum formosum</i>	394
-----------------------------------	-----

2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	395
---	-----

<i>Mnium spinosum</i>	395
-----------------------------	-----

3. Matériel fixé (méthode de CAJÁL).....	398
--	-----

<i>Mnium affine</i>	398
---------------------------	-----

§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	399
-----------------------------------	-----

CHAPITRE VII. — Paraphyse	412
§ I. HISTORIQUE	412
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	413
1. Matériel vivant	413
<i>Mnium affine</i>	413
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD)	416
<i>Mnium spinosum</i>	416
3. Matériel fixé (méthode de Champy)	416
<i>Mnium spinosum</i>	416
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	417
CHAPITRE VIII. — Archégone	420
§ I. HISTORIQUE	420
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	422
1. Matériel vivant	422
<i>Hylocomium splendens</i>	422
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD)	422
<i>Hylocomium splendens</i>	422
<i>Funaria hygrometrica</i>	424
3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY)	426
<i>Funaria hygrometrica</i>	426
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	426
CHAPITRE IX. — Sporophyte	429
§ I. HISTORIQUE	429
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	431
1. Matériel vivant	431
<i>Funaria hygrometrica</i>	431
<i>Rhynchostegium Megapolitanum</i>	436
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD)	436
<i>Grimmia crinita</i>	436
<i>Bryum caespitium</i>	439
<i>Funaria hygrometrica</i>	439
3. Matériel fixé (méthode de BATAILLON)	441
<i>Funaria hygrometrica</i>	441
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	442
QUATRIÈME PARTIE. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES HÉPATIQUES	448
CHAPITRE PREMIER. — Spermatogenèse et spermatozoïde	449
§ I. HISTORIQUE	449
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	458
1. Matériel fixé (méthode de REGAUD)	458
<i>Marchantia polymorpha</i>	458
<i>Fegatella conica</i>	459
<i>Pellia Fabroniana</i>	461
2. Matériel fixé (méthode de BATAILLON)	463

LA CONNAISSANCE CYTOLOGIQUE DES MUSCINÉES 297

<i>Fegatella conica</i>	463
3. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	464
<i>Fegatella conica</i>	464
<i>Pellia Fabroniana</i>	464
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	466
CHAPITRE II. — Ovogenèse et œuf.....	475
§ I. HISTORIQUE	475
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	478
1. Matériel vivant.....	478
<i>Marchantia polymorpha</i>	478
2. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	479
<i>Lunularia cruciata</i>	479
<i>Marchantia polymorpha</i>	480
3. Matériel fixé (méthode de BATAILLON).....	481
<i>Lunularia cruciata</i>	481
4. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	481
<i>Lunularia cruciata</i>	481
<i>Marchantia polymorpha</i>	482
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	483
CHAPITRE III. — Sporogenèse et spore.....	487
§ I. HISTORIQUE	487
§ II. RECHERCHES PERSONNELLES	493
1. Matériel fixé (méthode de REGAUD).....	494
<i>Pellia Fabroniana</i>	494
<i>Anthoceros lævis</i>	498
2. Matériel fixé (méthode de CHAMPY).....	498
<i>Pellia Fabroniana</i>	498
<i>Anthoceros lævis</i>	500
§ III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	500
CINQUIÈME PARTIE. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.....	503
§ I. CHONDRIOME	503
§ II. VACUOME.....	512
§ III. CORPS GRAS ET ESSENCES.....	518
§ IV. NOYAU.....	521
§ V. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	524
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	528
EXPLICATION DES PLANCHES.....	538

INTRODUCTION

Les recherches cytologiques dont les Muscinées furent l'objet sont nombreuses mais souvent contradictoires, et, sur divers points, les divergences d'opinions qui se manifestent accusent formellement l'insuffisance de certains travaux. La question si controversée de la présence d'un corps central, celle de la persistance des chloroplastes durant tout le développement de l'individu, nécessitaient une révision et une mise au point. Le moment paraît venu de réaliser l'une et l'autre.

La difficulté du sujet explique, il est vrai, dans une certaine mesure, l'inexactitude des résultats : l'exiguïté des cellules, l'impossibilité où l'on se trouve de provoquer expérimentalement les stades critiques dont l'étude est la plus féconde, la brièveté de l'évolution de ces mêmes stades, justifient ou du moins excusent les erreurs commises. La sagacité des chercheurs n'est pas en cause ; ils firent ce qu'il était possible de faire, chacun en son temps, et selon les moyens dont ils disposaient.

Il serait donc au moins téméraire, et sans doute inutile, de recommencer des recherches depuis si longtemps entreprises, si des procédés techniques nouveaux ne laissaient entrevoir la possibilité de mieux connaître certains détails. L'aspect d'un objet change avec le point de vue duquel on l'examine ; aussi peut-on espérer jeter un jour nouveau sur des faits déjà connus et en donner une interprétation plus exacte. C'est là ce que je me suis proposé.

J'ai fait précéder chaque chapitre d'une analyse exacte des travaux publiés sur le même sujet, et je crois n'en avoir oublié aucun qui soit d'importance. Ainsi, le lecteur ayant à chaque instant sous les yeux les différentes manières de penser sur ces objets pourra porter plus aisément un jugement solide sur la mienne.

On ne trouvera pas cependant de citations littérales. Il m'a paru que leur présence alourdirait inutilement le texte, et je les ai évitées. Ainsi le lecteur au courant de la question ne sera pas à chaque instant arrêté par un amoncellement de textes qui lui sont familiers, mais l'indication en notes des pages analysées lui permettra de retrouver commodément ceux qui seraient nouveaux pour lui.

En ce qui concerne mes propres recherches, je me suis attaché à l'examen précis des faits. C'est eux et eux seuls que j'ai désiré mettre en lumière. Je me suis efforcé d'y réussir, et, si je me suis risqué à en interpréter certains, je l'ai fait sans y attacher une importance excessive. Je pense qu'une interprétation n'a de valeur qu'autant qu'elle paraît s'imposer et, en quelque sorte, jaillir du fait lui-même. En dehors de ce cas, où elle apparaît comme la suite logique et le corollaire obligé de l'observation, on ne peut la considérer que comme une simple hypothèse de travail, dont le sort à peu près certain est de disparaître pour faire place à une autre. De ce point de vue, le temps est le meilleur des critiques. Il serait sans doute excessif d'espérer qu'il respectera tout entières les conclusions de ce travail. Ce me sera du moins une satisfaction suffisante s'il reste quelque chose des faits qui m'y ont conduit.

PREMIÈRE PARTIE

TERMINOLOGIE

Avant d'entreprendre la description des faits observés, il me paraît utile de préciser le sens de certains mots. Ce faisant, j'ai simplement en vue d'être exactement compris. Il ne s'agit donc pas pour moi de critiquer les termes en usage, mais de choisir parmi eux les plus aptes à me servir. Je demande au lecteur de les accepter pendant la lecture de ce travail avec la valeur que j'indique, quitte à les rejeter par la suite, ce à quoi je ne vois aucun inconvénient personnel.

La création de mots nouveaux a été rarement nécessaire. Lorsque j'y ai été contraint, j'ai essayé de les choisir simples, clairs et exactement appropriés à l'usage que je désirais en faire. Plus fréquemment, il a fallu réduire un vocabulaire trop chargé. Souvent, en effet, plusieurs noms furent donnés au même objet. Souvent aussi, le baptême fut imposé à des faits illusoires. Il en est résulté une terminologie assez confuse, où je me suis efforcé d'apporter quelque clarté.

Au cours des recherches bibliographiques que j'ai poursuivies, j'ai examiné avec le plus grand soin la valeur initiale des mots, et j'ai tâché d'en faire un choix judicieux. J'ai généralement préféré le terme le plus ancien. Cependant j'ai quelquefois adopté le plus simple, le plus commode, le plus clair, ou plus simplement celui qu'un long usage a consacré. Je me suis efforcé, dans tous les cas, de faire correspondre des noms identiques à des objets identiques et des noms différents à des objets différents.

J'ai donné dans ce chapitre la moindre place à l'historique des faits en cause, et j'ai réduit au minimum leur exposé critique et leur discussion. Je me suis contenté de noter parmi les ouvrages publiés ceux qui précisaient le sens d'un mot.

Mais, le plus souvent, la création d'un terme nouveau correspond à la naissance ou tout au moins à l'épanouissement d'une idée. La conception d'ensemble d'un fait est presque toujours contemporaine du moment où il fut nommé. Ainsi se trouvent marquées les grandes étapes d'investigations souvent fort longues dont le détail aurait été fastidieux. Au surplus, le lecteur curieux de les mieux connaître trouvera dans les ouvrages cités des indications qui lui permettront de réaliser une bibliographie plus complète.

CHAPITRE PREMIER.

L'individu végétal.

GAMÉTOPHYTE ET SPOROPHYTE. — L'individu végétal des Muscinées se démembre plus aisément encore qu'ailleurs en deux tronçons dérivant l'un de l'autre et se succédant cycliquement dans le temps selon un rythme périodique. Ces deux tronçons, morphologiquement différents, réalisent deux générations régulièrement alternantes dont l'une, issue de la spore, aboutit à l'œuf, tandis que l'autre, issue de l'œuf, aboutit à la spore. Des noms divers, quelquefois basés sur des homologies discutables, ont été proposés pour les désigner. J'ai retenu ceux dont la valeur très générale permettait une application plus vaste et, partant, une simplification de la terminologie. Le *sporophyte* (DE BARY [1884]) a pour point de départ l'œuf fécondé et aboutit à la spore (1) ; le *gamétophyte* (BOWER [1890]) a pour point de départ la spore et aboutit à la formation des gamètes (2).

THALLE, AXE ET PHYLLIDIE. — Le gamétophyte est constitué par un *thalle* (3) plagiotrope ou orthotrope, tantôt plus ou moins découpé, tantôt différencié en un axe portant des expansions latérales disposées symétriquement. L'ensemble réalisé dans ce dernier cas a bien souvent reçu le nom de plante feuillée. La plupart des ouvrages traitant des Mousses parlent volontiers de leur tige et de leurs feuilles. Cependant, dès 1827, DE CANDOLLE souligne la dissemblance existant

(1) P. 131.

(2) P. 349.

(3) Ce terme, créé par ACHARIUS [1803], à propos des Lichens, désigne le « corps même » de ces végétaux (p. 7), sans racines, tiges, ni feuilles différenciées, mais formé comme par la coalescence de ces divers organes en un même massif cellulaire (p. 8).

entre ces feuilles et celles des autres végétaux (1). HORNSCHUCH [1840] les distingue (2) sous le nom de *phyllidia*, suggéré par VON MARTIUS (3), et MORREN [1841, c] insiste sur l'intérêt qu'il y aurait à reprendre ce terme, qu'il traduit par *phyllidie* (4). J'adopterai dans ce qui va suivre cette désignation, qui a l'avantage de ne prêter à aucune confusion.

CELLULE INITIALE, CELLULE APICALE ET CELLULE GÉNÉRATRICE. — HANSTEIN [1868] paraît seul avoir cherché à définir la cellule apicale (*Scheitelzelle*) (5). Il en donne malheureusement une définition inexacte correspondant plutôt à une génératrice. Ces deux mots, souvent confondus, ne sont pas synonymes, et j'ai déjà insisté [1927] sur le sens précis qu'il convient de leur attribuer (6).

La *cellule initiale* d'un organe, définie par sa position dans le temps (*initium*, commencement), est la cellule de laquelle dérive cet organe. La phyllidie, l'anthéridie des Mousses ont leur origine dans une cellule unique, qui est leur cellule initiale. Dans certains cas cependant, plusieurs cellules initiales sont groupées en une masse commune. Il y a plusieurs initiales spermatogènes, et généralement un très grand nombre d'initiales sporogènes formant l'archesporium.

La *cellule apicale* d'un organe, définie par sa position dans l'espace (*apex*, sommet), est la cellule située à l'extrémité d'un organe, qu'il soit ou non en voie de croissance. L'axe, la phyllidie possèdent une cellule apicale.

La *cellule génératrice*, enfin, définie par sa fonction (*generare*, engendrer), est celle qui, par des divisions répétées, donne les cellules constituant l'organe. La cellule apicale de l'axe est aussi génératrice. La cellule initiale de l'anthéridie

(1) T. I, p. 374.

(2) P. 2.

(3) Il m'a été impossible de retrouver la définition proposée par VON MARTIUS pour la phyllidie. On peut cependant noter dans son *Conspectus* [1835] une indication de son sentiment à cet égard. Il y divise (p. X) les *plantæ ananthæ* en *Thalloideæ*, *Phyllidiophoræ* et *Phyllophoræ*. Ces dernières sont pour l'auteur des plantes *mit Gefässblättern* (p. 3), tandis que les *Phyllidiophoræ* sont *zellblättrige* (p. 2).

(4) P. 230.

(5) P. 1.

(6) P. 192.

se divise et, durant quelques générations cellulaires, est à la fois génératrice et apicale. Enfin, dans certains cas (Hépatiques), il peut y avoir un groupe de cellules génératrices fonctionnant synchroniquement.

ANTHÉRIDIE, TISSU SPERMATOGÈNE, SPERMATIDE, SPERMATOZOÏDE. — HEDWIG, ayant pressenti le rôle fécondant de l'anthéridie, lui donna [1784] le nom d'anthère (1), l'homologuant ainsi aux organes végétaux considérés alors comme mâles. Cette homologie fut d'ailleurs bientôt battue en brèche, et, lorsque le contenu anthéridien fut mieux connu, il parut impossible de conserver ce nom. En 1835, BISCHOFF en modifie la désinence, créant le terme *anthéridie* (2), qui fut adopté de façon définitive et unanime.

Il n'en fut pas de même en ce qui concerne le gamète mâle. L'élément fécondant mobile connu depuis 1677 chez les animaux ne fut retrouvé chez les végétaux qu'en 1747 par SCHMIDEL. La description qu'il en donna chez *Fossombronia pusilla* (3) laisse, il est vrai, supposer qu'il avait vu des débris plasmatiques ou amylacés animés du mouvement brownien ; mais son observation chez *Fossombronia pinguis* (4), quoique bien sommairement décrite, paraît correspondre à ce que vit quelques années plus tard HEDWIG [1782].

Cet auteur décrivit chez diverses espèces (5) l'évacuation du contenu de l'anthéridie suivie de la mise en liberté d'éléments mobiles égaux en taille, mais, quoiqu'il envisage (6) la possibilité d'une homologie entre ces corpuscules et les « animalcules spermatiques » découverts par HAMM, il hésite à l'affirmer et reste à cet égard sur une prudente réserve.

Quarante ans après, NEES von ESENBECK [1822] retrouve des éléments analogues chez *Sphagnum capillifolium* et en donne les premières figures. Mais, bien que cela lui paraisse assez légitime, il n'ose attribuer d'une façon formelle à ces

(1) P. 64, 145, 146, etc.

(2) P. 927.

(3) P. 85.

(4) P. 138.

(5) Pars I, p. 59, 64.

(6) Pars, I, p. 60.

Monaden la valeur de *Saamenthierchen* pareils à ceux du sperme animal (1).

UNGER [1834] va plus loin et range les spermatozoïdes de *Sphagnum* dans le genre *Spirillum* (2), malgré l'opinion de WERNECK qui les rapproche des animalcules spermatiques (3).

W. P. SCHIMPER lui-même [1848], bien qu'il reconnaisse et affirme que ces corpuscules spermatiques sont intimement liés à la fécondation (4), hésite néanmoins à leur accorder la valeur précise d'organes mâles et réserve son opinion (5).

La même prudence se manifeste au sein de l'Académie des Sciences de Paris. Cette société ayant proposé, en 1847, comme sujet de concours « l'étude des mouvements des corps reproducteurs ou spores des Algues zoosporées, et des corps renfermés dans les anthéridies des Cryptogames tels que Charas, Mousses, Hépatiques et Fucacées », reçut trois mémoires, dont l'un, signé par DERBÈS et SOLIER, désignait les corps renfermés dans les anthéridies sous le nom de spermatozoïdes.

La Commission (MM. BRONGNIART, DECAISNE, RICHARD, GAUDICHAUD, DE JUSSIEU) critiqua l'emploi de ce terme à cause de son sens trop particulier, et, après la lecture du rapport, plusieurs académiciens ne consentirent à l'impression du mémoire aux frais de l'Académie qu'à la condition que le mot malencontreux en serait éliminé (6). DERBÈS et SOLIER [1850] y consentirent volontiers et proposèrent le terme *anthérozoïde* (7).

À l'heure actuelle, l'homologie fonctionnelle des éléments mâles animaux et végétaux n'étant plus discutable, il paraît légitime, pour ne pas compliquer un vocabulaire déjà surchargé, d'attribuer à des éléments analogues des noms identiques, et de revenir au terme d'abord employé par DERBÈS et SOLIER.

Il est dès lors tout indiqué, comme le fit SHAW dès 1898,

(1) P. 36.

(2) P. 148.

(3) *Ibid.*, p. 152.

(4) P. 55.

(5) P. 56.

(6) DE JUSSIEU [1849], p. 368, en note.

(7) P. 262-263.

de nommer *spermatide* (1) la cellule spermatogène de dernière génération donnant par simple transformation le spermatozoïde. Mais l'homologie ne saurait être poussée plus loin. Rien ne justifie les noms de spermatocyte et de spermatogonie adoptés par SHAW dans son mémoire (2). Aucune réduction chromatique n'a lieu dans l'anthéridie. Par contre, la masse centrale de l'anthéridie, formée de cellules toutes identiques, réalise un véritable tissu. Je le désignerai sous le nom de *tissu spermatogène*. Il dérive d'un nombre plus ou moins grand de cellules initiales, qui sont les *cellules initiales spermatogènes*.

ARCHÉGONE ET ŒUF. — On trouvera dans le travail de HY [1884] une juste critique de la valeur du mot archégone (3). Ce terme qui désignait pour son auteur (BISCHOFF [1835]) le *primordium fructus* (4), « le commencement du fruit, là où il se montre chez les végétaux cryptogames comme une partie nettement distincte » (5), a complètement perdu depuis lors son sens originel. Peut-être eût-il mieux valu préférer le nom de « pistillidie » employé par THURET [1851] pour désigner le même organe (6). Il réalisait exactement ce « terme plus général correspondant à celui d'anthéridie » dont HY [1884] regrettait l'absence (7). Toutefois, il ne paraît pas aujourd'hui nécessaire d'abandonner le mot *archégone*, dont le sens est actuellement bien précis.

Pour les raisons indiquées plus haut, et en raison d'homologies évidentes, je nommerai *œuf* et non pas oosphère la cellule femelle destinée à être fécondée.

PLACENTA, SPOROGONE, PÉDONCULE, URNE, COL, APOPHYSE, SPORANGE. — Le sporophyte des Muscinées, issu de l'œuf fécondé, ne se libère jamais du gamétophyte. Il y

(1) P. 177, en note.

(2) P. 183.

(3) P. 108 et seq.

(4) P. 920.

(5) *Id.* [1853], p. 235.

(6) P. 27.

(7) P. 110.

demeure fixé durant son évolution tout entière par un massif cellulaire plongeant dans les tissus de la plante-mère et que je nommerai *placenta* à cause de son rôle physiologique. Ce placenta est plus ou moins développé. Il peut manquer en tant qu'organe différencié lorsque le sporophyte, entièrement plongé dans les tissus du gamétophyte, est en contact avec eux par toute sa surface. Lorsqu'il existe, il se prolonge par un *pédoncule* (1) portant à son extrémité le *sporange*. L'ensemble réalisé par ces deux derniers organes est précisément le *sporogone* décrit par SACHS [1874] (2) ; et, si l'on accepte ce terme dans le sens littéral proposé par son auteur, le sporophyte comprendra un placenta et un sporogone formé lui-même d'un pédoncule et d'un sporange.

Chez les Mousses, le pédoncule s'élargit à son sommet et forme un cône à base supérieure portant le sporange. C'est le *col* (SCHIMPER [1848]) caractérisé par la présence de stomates (3), et souvent renflé en une *apophyse* (HEDWIG [1782]) (4) plus ou moins saillante.

Le sporange et le col (ou l'apophyse) constituent l'*urne* (TOURNEFORT [1694]) (5).

ARCHESPORIUM; TISSU SPOROGÈNE, SPOROGONIES, SPOROCYTES, SPORES. — Sitôt après sa formation, le sporange différencie une ou plusieurs cellules qui, après un nombre variable de divisions, donnent les spores. Ces cellules sont, par définition, les *initiales sporogènes*. Leur ensemble, nommé *archesporium* par GÖEBEL [1880] (6), réalise un massif cellulaire de forme quelconque pouvant se réduire à un seul élément (7). L'*archesporium* s'accroît rapidement par division des cellules qui le constituent et donne un *tissu sporogène* dont les éléments constitutifs sont les *cellules sporogènes* ou *sporogonies*. La dernière génération sporogène subit, au

(1) J'utilise ce nom (BRIDEL [1826]) applicable à la fois aux Hépatiques et aux Mousses de préférence à *soie*, qui ne convient qu'à ce dernier groupe.

(2) P. 437.

(3) Pars II, p. 59.

(4) P. 10.

(5) T. I, p. 439.

(6) Col. 545.

(7) Chez le genre *Archidium*.

cours de deux divisions presque simultanées, une réduction chromatique. Aucune cellule ne s'individualisant avant que les deux caryocinèses ne soient achevées, on ne peut décrire deux générations cellulaires préméiotiques analogues aux deux générations de spermatocytes ou d'ovocytes décrites chez les animaux. Mais rien ne s'oppose à ce que le nom de *sporocyte* soit attribué, comme le propose WILSON [1925] (1), à la sporogonie de dernière génération, aux dépens de laquelle vont se former les *spores*.

(1) P. 387.

CHAPITRE II.

Les constituants cellulaires.

PROTOPLASME ET CYTOPLASME. — Je distinguerai ces deux termes trop souvent employés comme synonymes. Le *cytoplasme*, correspondant à la *cell-substance* de HARDY [1899] (1), désigne le contenu cellulaire tout entier à l'exception du noyau. Le *protoplasme*, défini par APATHY [1891], est une substance molle et plastique s'insinuant entre les autres éléments cellulaires qui lui imposent sa disposition (2). Il faut toutefois noter que ces définitions ont une valeur purement morphologique et ne sauraient être acceptées autrement.

LEUCITES, PLASTES ET PLASTIDES (3). — A. F. W. SCHIMPER [1880] précisa le premier les liens de parenté qui unissent les *Stärkebildner* et les *Chlorophyllkörner* (4). Cependant, malgré l'identité reconnue de ces deux éléments, deux années passèrent sans qu'on songeât à unifier leur dénomination. Mais l'année 1882 vit la création presque simultanée de tous les termes actuellement en cause.

Dans les tout premiers jours de cette année 1882, VAN TIEGHEM publia le quatrième fascicule de son traité de botanique (5). Il y proposait de distinguer sous le nom de

(1) P. 159, en note.

(2) P. 87.

(3) L'erreur chronologique commise par EMBERGER ([1921], p. 10, en note) et, tout récemment encore, par COMBES ([1927], p. 130), m'a paru nécessiter une mise au point historique très complète. C'est là la raison pour laquelle je me suis étendu davantage sur le présent exposé.

Col. 886.

(5) Ce traité fut publié de 1880 à 1884 en 9 fascicules de 10 feuilles chacun. Le fascicule 4 va de la page 481 à la page 624. Il parut dans les premiers jours de janvier 1882. L'auteur en fit hommage à la Société Botanique de France au cours de la séance du 13 janvier (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. XXIX, p. 2, Paris, 1882).

leucites (1) les corps blancs ou plutôt incolores, différenciés au sein du protoplasme, et pouvant, dans certains cas, se colorer de façons diverses (2). Parmi eux, les *leucites actifs* répondaient aux formations décrites par SCHIMPER, tandis que les *leucites passifs* correspondaient aux grains d'aleurone.

Le 27 mai 1882 (3), ERRERA, dans sa thèse d'agrégation, désigne ces leucites actifs sous le nom d'*amyloplastès*, qui lui paraît préférable. C'est en effet la traduction exacte du mot *Stärkebildner*, et l'auteur la propose avec l'assentiment de SCHIMPER (4).

Cependant, dans une note datée d'octobre 1882, A.-F. W. SCHIMPER ne fait aucune mention de cette terminologie, à laquelle pourtant il avait consenti, et en crée une nouvelle. Les *Stärkebildner* deviennent des *Leukoplastiden*, les *Chlorophyllkörner* des *Chloroplastiden*, et les *Farbkörper* des *Chromoplastiden* (5). Tous ces éléments, en raison de leurs étroites relations génétiques, sont groupés sous le nom de *Plastiden* (6).

L'auteur n'ignore pas que HÆCKEL groupa d'abord sous cette désignation les cytodès et les cellules. Mais cette distinction entre cytodès et cellules est insoutenable et ne fut jamais admise par les botanistes. Il se croit donc autorisé à reprendre ce mot avec un autre sens. Il l'abandonne d'ailleurs trois ans après [1885*a* (7) et 1885*b* (8)] pour se rallier à la terminologie proposée par STRASBURGER en 1884.

MEYER, dans une note datée du mois de novembre 1882, donne un bref résumé d'un mémoire rédigé depuis plusieurs mois et dont diverses circonstances avaient retardé la parution (9). Il y exposait des faits analogues, et il y nommait les *Leukophyllkörner* « *Anaplasten* », les *Chlorophyllkörner* « *Autoplasten* » et les *Farbkörper* « *Chromoplasten* ». En raison de leur

(1) P. 486.

(2) P. 487.

(3) Date de l'imprimatur.

(4) P. 74, en note.

(5) P. 176.

(6) P. 175.

(7) P. 2, en note.

(8) P. 340.

(9) P. 314.

parenté indiscutable, il désigne ces trois formations sous le nom collectif de *Trophoplasten* (1).

En 1884, STRASBURGER n'apporte aucun fait nouveau ; mais, combinant les préfixes de SCHIMPER et le suffixe de MEYER, il crée une terminologie nouvelle et groupe sous le nom de *Chromatophoren* les *Leukoplasten*, les *Chloroplasten* et les *Chromoplasten* (2).

Enfin, en 1904, PRENANT, BOUIN et MAILLARD employèrent pour la première fois le mot *plaste*, non plus comme un suffixe, mais comme un terme explicitement synonyme de plastide et de leucite (3). Malheureusement appliqué aussi aux granules de la cellule animale (4), il eut, en raison même de l'incertitude qui pesait sur l'identité de ces formations, une signification indécise.

Le choix entre ces synonymes est assez malaisé. A s'en tenir à une stricte priorité, on devrait adopter « leucite » et ses dérivés. Ce terme, abandonné à tort, n'a que le défaut — en admettant que cela en soit un — de réaliser une terminologie uniquement botanique. Ce même défaut se retrouve dans la famille de termes créée postérieurement par SCHIMPER. Le terme *plaste*, impliquant d'ailleurs le terme amyloplaste dont il dérive et auquel on ne peut refuser une évidente priorité, paraît plus satisfaisant. Synonyme de *leucite* et de *plastide* de l'aveu même de ses auteurs, il ne peut y avoir que des avantages à l'utiliser dans le domaine botanique, où il retrouve sa valeur propre. Mais il est nécessaire, avant d'exprimer une opinion formelle, d'examiner en détail les relations qui existent entre les leucites ou plastes et le chondriome.

CHONDRIOME. — On trouvera, dans la thèse de doctorat d'EMBERGER [1921] et dans le travail plus récent de GUILLIERMOND et MANGENOT [1926], une excellente mise au point historique de la question du chondriome végétal.

(1) P. 314.

(2) P. 67.

(3) T. I, p. 69 et 70.

(4) P. 70.

Je crois donc inutile de répéter en détail cet exposé. J'en retiendrai simplement le fait essentiel, à savoir que les théories nombreuses suscitées par l'étude cytologique des végétaux chlorophylliens se groupent aisément en deux catégories. Les unes admettent une relation génétique entre les chondriosomes et les plastes ; les autres considèrent ces organites comme entièrement indépendants les uns des autres.

Ce n'est ici ni le lieu ni le moment de discuter la valeur des opinions en présence. Je désire seulement noter ce qui, dans le présent travail, est de nature à appuyer l'une ou l'autre de ces deux théories.

On n'ignore pas que les Muscinées ont été considérées depuis les travaux de SCHERRER [1913, 1914] et de SAPHIR [1911, 1913a, 1913b] comme le groupe « champion » de l'indépendance des plastes. Pour l'un et pour l'autre de ces auteurs, les plastes se transmettent de cellule à cellule sans revenir à l'état de chondriosomes, et c'est là un des arguments les plus décisifs invoqués en faveur de leur individualité.

On trouvera dans les conclusions de cet ouvrage l'exposé et la discussion de mes propres recherches. Je rappellerai simplement ici qu'à certains stades critiques de l'évolution cytologique des Mousses il est impossible de faire le départ entre les chondriosomes « actifs » et les chondriosomes « inactifs ». Bien plus, les uns et les autres peuvent se fusionner en une masse commune homogène, dans laquelle aucune diversité de substance ne peut être reconnue. Il est donc difficile de ne pas admettre chez les Muscinées une relation génétique entre les chondriosomes et les formations appelées *leucites* ou *plastés*. Ainsi le groupe réalisé ici rentre dans le cadre général, et celui-ci s'élargit davantage du fait que plus rien n'indique chez les végétaux de séparation formelle entre les *leucites* ou *plastés* et les chondriosomes. Il n'y a pas, chez les végétaux, deux séries mitochondriales dont l'une serait absente chez les animaux. Il y a simplement une différenciation partielle, mais très poussée, d'un chondriome fondamentalement homogène.

Cette notion d'une dérivation des leucites à partir des mitochondries n'est pas nouvelle. Dès 1902, VAN TIEGHEM

l'avait pressentie (1), et ce serait une raison de plus pour adopter le mot dont il est l'auteur, s'il n'existait pas dans la cellule animale des formations analogues qu'un même nom doit désigner. A l'heure actuelle, il est vrai, ces formations se réduisent à peu de choses. Seuls, les grains à coque mitochondriale décrits par NOËL [1923] dans la cellule hépatique (2) paraissent avoir, *mutatis mutandis*, une évolution analogue. Leur rôle demeure malheureusement obscur. Les grains sidérophiles décrits par le même auteur (3) ont une destinée plus précise ; mais leur production, expérimentalement réalisée, paraît être un fait sinon anormal, du moins paranormal, correspondant plutôt à une hypertrophie qu'à une modification sécrétoire. Quoi qu'il en soit, le fait du « grain à coque » existe. Chez lui comme chez le plaste végétal, « il semble y avoir même évolution morphologique et même signification fonctionnelle ». Aussi, et tant qu'une interprétation nouvelle ne se sera pas fait jour à propos de ces grains, je conserverai le mot plaste, qui, au sens de NOËL (4), convient seul à la fois à ces formations et à celles de la cellule végétale. Ce sera, si l'on veut, dans tous les cas et quel qu'en soit l'aspect, le résultat d'une différenciation fonctionnelle portant sur un ensemble mitochondrial primitivement homogène, mais capable de fournir, selon les circonstances, l'élément physiologiquement adapté au rôle qu'il a à remplir.

Il sera temps plus tard, si l'opinion des zoologistes évolue à cet égard, de réserver le nom de plaste aux formations végétales, ou de l'abandonner pour reprendre, avec la même signification, le terme plus ancien de leucite.

CORPS CENTRAL. — Certains auteurs désignent les corpuscules situés dans la cellule végétale, aux pôles du fuseau cinétique, sous le nom de *centrosome*. D'autres emploient plus volontiers le terme *centriole* (5). N'ayant jamais vu chez les Muscinées de corps différencié au niveau des extrémités

(1) V. BOUYGUES [1924], p. 144.

(2) P. 41.

(3) P. 31, 89, etc.

(4) P. 54.

(5) On trouvera dans le travail de MEVES [1918] un exposé critique très

fusoriales, il m'est impossible de prendre position dans le débat. Aussi, pour plus d'exactitude, et afin d'éviter des confusions fâcheuses, ai-je adopté le terme de *corps central*, qui, selon E.-B. WILSON [1925], laisse ouverte la question d'une homologie précise dans chaque cas particulier (1).

NUCLÉOLES, PLASMOSOME, CARYOSOME. — On confond encore fréquemment sous le nom de *nucléoles* des corpuscules réfringents, généralement arrondis, présents dans le noyau. Bien que l'accord soit loin d'être réalisé à ce sujet, il est cependant possible de les distinguer en deux catégories, selon qu'ils prennent les colorants acides ou les colorants basiques. OGATA [1883], qui mit en évidence cette différence de coloration dans les cellules pancréatiques de Batraciens, proposa de nommer les premiers *plasmosomes* et les seconds *caryosomes* (2). J'adopterai cette désignation plus précise, bien que, dans certains cas, les variations de chromaticité qui se manifestent chez ces éléments laissent supposer entre eux une distinction moins absolue.

complet de la question (p. 300-307). J'ai cru sans intérêt d'y revenir ici.

(1) P. 30.

(2) P. 414.

DEUXIÈME PARTIE

TECHNIQUE

Si l'examen du matériel vivant était constamment possible, ce serait la technique de choix dans les recherches cytologiques. Il n'en est malheureusement pas ainsi, et, le plus souvent, il est nécessaire d'avoir recours à des procédés de coloration ou de fixation dont le choix n'est pas toujours aisé.

Une cellule donnée étant constituée par des éléments chimiquement différents n'est pas justiciable d'une méthode unique. Un fixateur excellent à l'égard d'un constituant cellulaire donnera des résultats médiocres en ce qui concerne un autre constituant dont la structure moléculaire sera différente. En d'autres termes, pour réaliser une étude parfaite, chaque élément cellulaire devrait, à chaque instant, être spécifiquement traité par un fixateur approprié, ce qui est manifestement irréalisable. On doit donc s'en tenir à une approximation, d'ailleurs généralement suffisante, et admettre pour la cellule végétale une structure moyenne grossièrement réduite à quelques éléments fondamentaux de composition chimique analogue : substances protoplasmiques, substances nucléaires, substances grasses et vacuoles. A ces dernières devront être ajoutés les éléments argentophiles, qui n'en sont à tout le moins qu'une variété et que l'on rapproche ordinairement de l'appareil de Golgi de la cellule animale.

Étant admis que chacun de ces constituants cellulaires nécessite une méthode spécifique, il en résulte que la connaissance parfaite d'une cellule exige l'emploi simultané de quatre catégories de fixateurs, chacune appropriée à un but déterminé.

D'autre part, les résultats obtenus chez des cellules dif-

férentes et, à plus forte raison, chez des individus différents, ne seront comparables que s'ils sont fournis par des méthodes identiques. L'étude d'un groupe nécessitera donc l'emploi constant d'une méthode définie, ou, pour mieux dire, d'un groupe de méthodes appliqué dans son ensemble et en totalité.

Le premier travail que je me suis imposé a donc été le choix de quatre procédés techniques correspondant à chacun des constituants de la cellule végétale. J'ai appliqué systématiquement les divers procédés dont j'ai eu connaissance, et j'ai retenu dans chaque catégorie celui qui m'a paru donner les meilleurs résultats. C'est cet ensemble, réalisant une méthode de valeur très complète, que j'ai couramment appliqué au cours de ce travail. Je n'ai d'ailleurs considéré les résultats ainsi obtenus que comme une vérification et une confirmation de ceux que donne l'examen vital lorsqu'il est possible. Leur concordance, constante en pareil cas, légitime, par ailleurs, la valeur des observations réalisées sur du matériel fixé lorsque l'étude du matériel vivant est impossible.

CHAPITRE PREMIER.

Examen du matériel vivant.

Lorsque les organes sont normalement transparents, ce qui est la plupart du temps le cas chez les Mousses, il est naturel de les examiner sans autre artifice de préparation. Déposés dans l'eau (1), pour éviter la dessiccation et pour réaliser un milieu plus réfringent, ils gardent pendant un assez long temps leur vitalité et se prêtent à un examen suffisant.

C'était la seule méthode utilisée par les premiers bryologues. Elle est encore excellente. Mais les organes opaques se prêtent mal à un pareil examen. Il est en effet nécessaire, en pareil cas, de dilacérer l'objet ou d'y pratiquer des coupes, et la désorganisation cellulaire qui en résulte n'en permet pas alors une étude sérieuse. J'indiquerai en temps voulu les procédés spéciaux qui, dans certains cas, m'ont permis de tourner la difficulté.

Dans tous les cas, l'emploi de colorants vitaux est avantageux. Ces colorants, à des dilutions faibles, respectent pour un temps la vitalité de la cellule, et, en se fixant sur certains de ses constituants, les mettent en évidence avec une netteté que leur indice de réfraction, presque égal à celui des éléments environnants, ne laissait pas soupçonner.

CHONDRIOME. — Le *vert Janus* préconisé par LAGUESSE [1912] dans le cas du chondriome animal à cause de son

(1) L'eau distillée commerciale m'a généralement donné de mauvais résultats. Elle est toujours impure, mal aérée, chargée de sels métalliques et souvent même de substances organiques. Je lui ai préféré l'eau de pluie (examen des spermatozoïdes), l'eau de source, et même, dans certains cas (Mousses aquatiques), l'eau de rivière préalablement filtrée.

électivité toute particulière pour les chondriosomes (1), fut transporté dans le domaine végétal par GUILLIERMOND en 1923. Sous condition d'employer du vert Janus de Hoescht (2), et en tenant compte de l'inconstance de cette technique (3), qui déforme les chondriosomes et tue rapidement la cellule (4), on peut réaliser quelques observations d'un certain intérêt. Dans tous les cas, ce colorant, employé en solution aqueuse à 1 p. 2 000, est le seul qui, chez les Mousses, m'ait fourni quelques résultats positifs.

AMIDON. — L'*Iode*, utilisée de tout temps comme réactif de l'amidon, en est encore le meilleur témoin. La liqueur iodo-iodurée est d'un emploi facile. Malheureusement, elle tue la cellule et en dénature dans une certaine mesure le cytoplasme. Il est bon d'en suivre l'action progressive en faisant arriver le réactif peu à peu au contact de l'objet soumis à l'examen. Sous cette réserve, on peut l'utiliser pour mettre en évidence, outre l'amidon, le noyau et les plastes, dont la couleur brune tranche sur la teinte plus claire du protoplasme environnant.

VACUOLES. — Le *rouge neutre* à 1 p. 5 000 imprègne généralement les vacuoles. Certaines cependant se montrent réfractaires à son action. D'une façon générale, les cellules génératrices et les cellules embryonnaires qui en dérivent immédiatement n'absorbent pas le colorant. Plus tard, dans les cellules plus âgées constituant les organes adultes (phyllidie, paraphyse, etc.), la coloration s'effectue presque à coup sûr, jusqu'au moment où la cellule en voie de dégénérescence s'imprègne en totalité de façon diffuse. Cependant, malgré ces quelques irrégularités, l'application systématique de ce procédé est, dans bien des cas, de nature à lever certains doutes et permet souvent une interprétation plus exacte des faits observés par d'autres méthodes.

(1) P. 152.

(2) GUILLIERMOND, p. 527, note.

(3) LAGUESSE, p. 153.

(4) GUILLIERMOND, p. 529.

Le *violet neutre* m'a donné des résultats exactement identiques. Je l'ai cependant abandonné pour ne pas surcharger inutilement une technique déjà fort complexe, et je m'en suis tenu au rouge neutre, d'un usage plus courant dans tous les laboratoires.

SUBSTANCES GRASSES. — Le *sudan III* introduit dans la technique par DADDI en 1896 est un excellent réactif des corps gras. Malheureusement, ces derniers étant solubles dans l'alcool, il est impossible d'utiliser le réactif en solution alcoolique. J'ai utilisé de préférence la formule de GUIGNARD [1904], où le chloral est substitué à l'alcool (1).

Malgré le fort pouvoir osmotique de ce mélange, qui entraîne nécessairement une assez forte contraction cellulaire, il est possible d'en obtenir quelques bons résultats.

Dans les cas où la membrane très épaisse et cutinisée s'oppose à la pénétration du colorant, par exemple chez les spores mûres, il est avantageux d'utiliser le *sudan III* en solution dans l'acide lactique selon la formule de GUEGUEN [1906] (2) ; les objets montés dans le réactif sont chauffés jusqu'à ébullition, ce qui désorganise évidemment le contenu cellulaire, mais colore immédiatement les corps gras et les précipite s'ils sont à l'état d'émulsion.

Généralement, la membrane est cellulosique et mince, et les réactifs pénètrent très aisément. Le procédé de choix consiste alors à monter les préparations dans l'*acide osmique* au centième. Ce réactif tue la cellule sans la plasmolyser et la fixe dans sa structure, tandis que sa réduction presque immédiate au niveau des substances grasses les met en évidence d'une façon parfaite.

(1) Sudan III à 1 p. 1 000 dans une solution d'hydrate de chloral à 1/2, faire bouillir, laisser reposer, filtrer (p. 16).

(2) P. 225.

CHAPITRE II.

Fixation.

La condition essentielle pour obtenir de bons résultats est d'opérer sur du matériel en parfait état ; mais il est important de noter que, chez les Mousses, l'aspect macroscopique de l'objet est sans rapport avec sa structure intime. Il est toujours nécessaire de s'assurer, par un examen microscopique extemporané, que le végétal est cytologiquement en bonnes conditions. Il est, en outre, indispensable d'obtenir une pénétration rapide et totale du fixateur et, par conséquent, d'assurer son contact étroit avec toutes les régions de l'objet. Il y a généralement à cela deux obstacles : d'une part, la faible densité des fragments à fixer qui les ramène constamment à la surface ; d'autre part, la présence de bulles d'air nombreuses adhérentes aux aspérités du végétal. Il est facile d'obvier à ces inconvénients en plaçant les objets au fond d'un tube, au-dessous d'un tampon d'ouate hydrophile qui les empêche de surnager et en portant ensuite le tout sous la cloche pneumatique, qui réalise une élimination rapide des bulles d'air. Moyennant ces précautions, et si d'autre part le matériel traité est en bon état cytologique, le succès est la règle.

CHONDRIOME. — Le *formol*, dont les propriétés coagulantes avaient été indiquées dès 1892 par TRILLIAT (1), fut repris par SJÖBRING [1900], qui le préconisa comme un excellent fixateur des structures granuleuses ou filamenteuses de la cellule (2). Mais, lorsqu'il est employé seul, les colorations

(1) P. 1280.

(2) P. 287-288.

ultérieures sont généralement mauvaises et peu contrastées. Le *bichromate de potasse*, qui donne des sels métalliques, et non plus comme le formol de simples composés d'addition, favorise au contraire la coloration des mitochondries. Son action n'est donc pas à proprement parler une action fixatrice, et CHAMPY [1911] a montré que la postchromisation plus ou moins prolongée préconisée par BENDA n'a pas pour but d'empêcher les mitochondries de se dissoudre, mais simplement d'en permettre une meilleure coloration (1). REGAUD [1908], associant dans un même mélange ces deux fixateurs, réalise une méthode (2) dans laquelle la postchromisation n'est plus absolument nécessaire (3). Il en donne en 1910 la formule définitive et désormais classique sous le nom de *Procédé IV* (4). C'est lui que j'ai retenu. Il est trop connu pour que je le décrive à nouveau.

SUBSTANCES GRASSES. — Le procédé de choix repose sur l'emploi de l'*acide osmique* (tétroxyde d'osmium). Ce corps, outre la propriété déjà indiquée de se réduire au contact des graisses et de les colorer par précipitation à leur niveau d'osmium métallique, fixe assez bien le protoplasme. Malheureusement, comme le formol, il donne seulement des composés d'addition ou d'oxydation et pas de sels métalliques. De telles combinaisons sont peu colorables ; aussi est-il nécessaire de l'associer à l'*acide chromique*, qui, dans ces conditions, n'exerce aucune action nuisible sur le protoplasme et augmente au contraire sa colorabilité (LANGERON [1925]) (5). CHAMPY [1911] adopte cette méthode et la modifie par l'addition de *bichromate de potasse* (6), réalisant ainsi, comme dans la méthode de REGAUD, une assez bonne coloration du chondriome, encore améliorée par une postchro-

(1) P. 60.

(2) P. 661.

(3) GUILLIERMOND [1924], p. 6.

(4) P. 296.

(5) P. 307.

(6) Le fixateur de CHAMPY est ainsi composé : bichromate de potasse à 3 p. 100, 7 parties ; acide chromique à 1 p. 100, 7 parties ; acide osmique à 2 p. 100, 4 parties (p. 59).

misation d'une semaine environ. J'ai utilisé cette technique. Elle a surtout l'avantage de mettre excellemment en évidence les corps gras ; en outre, malgré des résultats sensiblement inférieurs à ceux que fournit la méthode de REGAUD, elle réalise un contrôle appréciable de cette dernière méthode.

NOYAU. — L'*acide chromique* donne avec les albuminoïdes des composés peu solubles. C'est cependant un mauvais fixateur pour le cytoplasme, où il produit souvent des réseaux irréguliers prêtant à des interprétations erronées. Par contre, il est parfait à l'égard des substances chromatiques du noyau, surtout s'il est associé à un acide qui, empêchant la formation de sesquioxyde de chrome, facilite la coloration. L'acide dont le choix s'impose pour cet usage est évidemment l'*acide acétique*. Il possède, en effet, la propriété de précipiter les substances nucléaires et de gonfler le cytoplasme, augmentant ainsi les contrastes entre ces deux régions cellulaires. Le mélange de FLEMMING réalise la meilleure formule de fixateur chromo-acétique. L'addition, proposée par BATAILLON (1), d'*acide picrique*, qui, par ses propriétés oxydantes, neutralise les éléments réducteurs de la cellule, facilite encore les colorations. C'est ce fixateur que j'ai adopté. Il est ainsi composé :

Acide chromique à 10 p. 100.....	10
— picrique (solution aqueuse saturée).....	80
— acétique.....	10

Il fixe les mitoses de façon parfaite et met remarquablement en évidence les formations fusoriales et les chromosomes. Il est cependant discutable en ce qui concerne les images centrosomiennes. HEIDENHAIN [1896] indique qu'à cet égard les fixateurs à base de sublimé donnent les meilleurs résultats (2). Aussi, pour mettre hors de doute la présence ou l'absence de corps centraux, ai-je employé le liquide de

(1) Cette technique, inédite, m'a été très obligeamment communiquée par son auteur, M. le professeur BATAILLON, de Montpellier.

(2) P. 195.

BATAILLON, additionné de bichlorure de mercure à saturation. Les images fournies sont d'ailleurs peu différentes.

APPAREIL RÉTICULAIRE INTERNE. — L'appareil réticulaire interne, décrit pour la première fois par GOLGI [1898] dans les cellules nerveuses (1), est encore, après trente ans, l'objet de discussions nombreuses. Deux groupes de méthodes sont généralement employés pour le mettre en évidence. Les unes reposent sur une imprégnation argentique, les autres sur une imprégnation osmique de cette structure. J'ai donné la préférence aux premières, dont GUILLIERMOND [1927] a montré la spécificité plus grande (2). Toutes dérivent, d'ailleurs, du procédé indiqué par GOLGI lui-même en 1908 (3) et comportent trois temps : fixation, imprégnation par le nitrate d'argent et révélation. J'ai choisi comme étant la plus fidèle la méthode de CAJAL [1924] au formol-urane (4).

Je l'ai appliquée de la façon suivante.

Fixation pendant douze heures dans :

Formol.....	3 centimètres cubes.
Nitrate d'uranyle (solution aqueuse à 1 p. 85).....	17 — —

Lavage à l'eau distillée pendant quelques secondes.

Imprégnation à froid pendant trente-six heures dans :

Nitrate d'argent	1,5 p. 100.
------------------------	-------------

Lavage rapide à l'eau distillée.

Révélation de huit heures à vingt-quatre heures dans :

Hydroquinone (solution aqueuse à 3 p. 100).....	10 centimètres cubes.
Sulfite de soude (solution aqueuse à 1 p. 100).....	10 — —
Formol.....	3 — —

Cette méthode, comme d'ailleurs toutes celles employées

(1) [1898a], p. 645 ; [1898b], n. 62-63.

(2) P. 16.

(3) P. 271-272.

(4) P. 129-130.

en pareil cas, n'est pas absolument spécifique. Elle colore assez souvent les mitochondries. Mais une comparaison des images fournies par elle avec celles que donnent les méthodes de REGAUD et de CHAMPY permet d'éviter toute erreur.

CHAPITRE III.

Inclusion.

L'inclusion dans la paraffine est absolument nécessaire pour obtenir les coupes minces nécessitées par les faibles dimensions des éléments cellulaires étudiés. Aucun autre procédé ne pourrait fournir des préparations dont l'épaisseur ne doit pas excéder 3 μ . La contraction résultant de l'emploi de cette méthode est un faible inconvénient compensé par de nombreux avantages. J'ai employé, comme milieu de passage, le xylol. Tout autre aurait, je pense, donné d'aussi bons résultats, à condition de réduire au minimum le temps d'inclusion. Les petites dimensions des objets fixés rendent possible un séjour très bref dans les divers milieux, et en particulier dans la paraffine fondue. On évite ainsi une désorganisation cellulaire défavorable à l'étude. Voici les durées de séjour que j'ai adoptées :

Alcool à 90°	12 heures.
— à 95°	12 —
— à 100°	4 —
Alcool-xylol	2 h. 30.
Xylol	0 h. 45.
Xylol-paraffine	0 h. 45.
Paraffine	0 h. 30.

CHAPITRE IV.

Coloration.

La coloration n'a d'autre rôle que de rendre plus aisément visibles les structures préalablement fixées. Elle ne caractérise donc pas de façon spécifique les constituants cellulaires. Bien souvent, pour des raisons qui nous échappent, certains éléments, cependant différents, se colorent de façon identique, tandis que des éléments identiques se colorent diversement. Il faut toujours en tenir compte dans l'interprétation des images fournies ; mais, sous cette réserve, on peut admettre deux catégories de colorants : les uns *basiques* ou nucléaires, les autres *acides* ou cytoplasmiques. Ici encore, j'ai dû faire un choix, et j'ai retenu dans chaque groupe la méthode qui, sur le matériel fixé par les procédés indiqués plus haut, m'a paru donner les meilleurs résultats.

COLORANTS BASIQUES. — J'ai adopté la *safranine*, dont l'électivité pour les substances chromatiques du noyau est connue, et je l'ai employée associée au *vert Lumière*, ainsi que BENDA le préconisa dès 1891 (1). La méthode dont j'ai généralement usé est la suivante : les coupes déparaffinées sont portées sur la platine de Malassez, recouvertes de safranine anilinée (2), chauffées jusqu'à production de vapeur et maintenues de cinq à dix minutes à cette température. Elles sont ensuite lavées à l'eau distillée, différenciées une minute dans le vert Lumière à 0,25 p. 100, lavées et montées au baume. Ce procédé, qui a sur celui de BENDA l'avantage de la rapidité, donne néanmoins d'excellentes images. Il faut cependant noter que, dans certains cas, les chondriosomes,

(1) P. 549.

(2) Safranine à saturation dans eau anilinée saturée.

d'ailleurs déformés, peuvent se colorer par la safranine. Il est donc nécessaire, pour éviter des erreurs graves, de comparer les résultats obtenus par ce procédé avec ceux que fournissent les méthodes mitochondriales.

COLORANTS ACIDES. — La *fuchsine acide*, employée par ALTMANN dès 1890 pour colorer les « bioblastes », est encore, à l'heure actuelle, le colorant de choix pour les mitochondries. J'ai préféré à la méthode classique la combinaison, proposée par GALEOTTI en 1895, de la fuchsine acide et du *vert de méthyle* (1). Cette méthode a l'avantage de donner des images bicolores, plus facilement lisibles. Réalisée avec quelques modifications destinées à la rendre plus rapide, elle peut se résumer de la façon suivante :

Chauffer jusqu'aux vapeurs les coupes déparaffinées et recouvertes de :

Eau anilinée saturée	100 centimètres cubes.
Fuchsine.....	10 grammes.

Maintenir cinq minutes à cette température, laver à l'eau distillée et différencier de deux à trois minutes dans une solution aqueuse de vert de méthyle à 1 p. 100.

Cette méthode, extrêmement simple, donne généralement (surtout avec le matériel traité par le fixateur de REGAUD) d'excellents résultats.

Dans certains cas cependant, et particulièrement pour les pièces fixées par le liquide de CHAMPY, il peut être avantageux de faire précéder la coloration à la fuchsine acide par un mordantage selon la formule de PAHL (2). Cette technique, appliquée à l'étude du chondriome par RUBASCHKIN [1910] comme temps préalable à la coloration à l'hématoxyline (3), fut associée par MEVES [1912] à la coloration par la fuchsine

(1) P. 466.

(2) Les coupes déparaffinées et hydratées sont immergées durant trente secondes dans une solution de permanganate de potasse à 0,5 p. 100, puis rincées à l'eau distillée et traitées trente secondes par une solution d'acide oxalique et de sulfate de potasse à 0,5 p. 100 de chaque.

(3) P. 408.

acide (1) et appliquée pour la première fois par DUESBERG [1923] à la cellule végétale en association avec le vert de méthyle (2).

HÉMATOXYLINE. — Parallèlement aux colorants indiqués ci-dessus, j'ai employé l'hématoxyline. Ce colorant a l'inconvénient d'être monochromatique et de colorer avec une spécificité peu marquée à peu près tous les constituants cellulaires morphologiquement définis. Mais il a, par contre, l'avantage de donner des préparations stables et ne pâissant pas, comme celles que fournissent les colorants à base d'aniline. De plus, il peut être utilisé indifféremment après n'importe quel procédé de fixation. J'ai utilisé assez volontiers la méthode régressive préconisée par HEIDENHAIN en 1892 (3). Elle est assez connue pour que je me dispense de la décrire. Je lui ai cependant généralement préféré la technique instituée par MALLORY [1900] (4) : les coupes déparaffinées et hydratées sont portées dans une solution aqueuse de permanganate de potasse à 0,5 p. 100, où elles séjournent de quinze à trente minutes. Elles sont ensuite rincées à l'eau et immergées durant un temps égal dans une solution d'acide oxalique à 1 p. 100. Enfin, après un nouveau lavage à l'eau distillée, elles sont immergées de douze à vingt-quatre heures dans un mélange ainsi constitué :

Hématoxyline.....	1	gramme.
Solution aqueuse d'acide phospho-tungstique à 10 p. 100	200	centimètres cubes.
Eau oxygénée	2	— —
— distillée	800	— —

puis rincées à l'eau, déshydratées et montées à l'huile de cèdre.

Le mordantage précédant la coloration est, comme on l'a remarqué, une variante de la technique de PAHL. Il peut être

(1) P. 86.

(2) P. 203.

(3) P. 118.

(4) P. 19-20.

remplacé par un mordantage à l'iode. Les coupes, hydratées, sont alors d'abord traitées par le liquide de LUGOL à froid, pendant trois à vingt-quatre heures, puis décolorées dans une solution d'hyposulfite de soude à 5 p. 100 et lavées. La suite de la méthode n'est pas modifiée.

Ces deux procédés de mordantage s'équivalent. Le permanganate comme oxydant, l'iode comme métalloïde avide d'hydrogène, ont en définitive pour résultat de neutraliser les éléments réducteurs qui pourraient s'opposer à la coloration.

Quel que soit le mordant employé, la méthode de MALLORY donne des images d'un modelé étonnant et colore certains éléments invisibles par d'autres techniques. Les cils, par exemple, sont mis en évidence avec la plus grande netteté, non seulement sur les préparations obtenues par des fixateurs à base d'acide picrique, mais encore sur celles que fournit la méthode de REGAUD.

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES MOUSSES

Espèces étudiées (1) :

Hylocomium splendens (Br. Eur.) Hedw.

Hypnum fluitans (Br. Eur.) L.

Rhynchostegium Megapolitanum (Br. Eur.) Blandw.

Polytrichum formosum (L.) Hedw.

Mnium spinosum (L.) Schwægr.

Mnium affine (L.) Schwægr.

Mnium punctatum (L.) L.

Bryum cæspitium (L.) L.

Funaria hygrometrica (Schreb.) Hedw.

Gasterogrimmia crinita (Schimp.) Brid.

(1) M. l'abbé SQUIVET DE CARONDELET, membre de la Société botanique de France, a bien voulu revoir la plupart de mes déterminations et effectuer celles de quelques espèces litigieuses. Je suis heureux de l'en remercier.

CHAPITRE PREMIER.

Cellule génératrice de l'axe.

§ I. — HISTORIQUE.

NÆGELI [1845] montra le premier que l'axe du gamétophyte et les éléments qui en dépendent dérivent d'une cellule génératrice apicale unique (1). Après lui, de nombreux chercheurs reprirent cette étude et décrivirent avec un grand luxe de détails la formation de tous les organes à partir de cette cellule. Mais ces travaux, très complets en ce qui concerne la charpente cellulosique, font totalement abstraction du contenu cellulaire. Il faut se contenter de quelques indications échappées par hasard aux auteurs et souvent trop vagues pour qu'on puisse y attacher une grande importance.

Ainsi W.-P. SCHIMPER [1848] parle du contenu mucilagineux et grumeux des cellules voisines du sommet parce que ce contenu l'empêche de bien voir les parois (2). A peine peut-on déduire de cette indication qu'il reconnut à ce niveau un cytoplasme non homogène et incolore. HOFMEISTER [1851] paraît aussi avoir vu, si l'on s'en rapporte à la figure 3 de sa planche XIII, une cellule apicale à cytoplasme granuleux. Il n'y indique aucun chloroplaste, ou du moins rien qui ressemble aux chloroplastes dessinés par lui dans la figure 24 de la même planche (cellules de l'assise pariétale de l'anthéridie de *Funaria hygrometrica*).

La figure 5 de la planche III que donne W. P. SCHIMPER [1857] dans son mémoire sur les *Sphaignes* paraît plus expli-

(1) P. 143.

(2) P. 31.

cite. Elle montre, autour d'un noyau un peu latéral, des travées rayonnantes qui paraissent délimiter des vacuoles, et, çà et là, des granulations assez volumineuses et nettement indiquées. On peut, semble-t-il, en déduire que l'auteur a vu dans cette cellule apicale un protoplasme vacuolisé renfermant des plastes assez nombreux, mais de dimension minimes.

HOFMEISTER [1863], LORENZ [1867] et LEITGEB [1868a], dont les travaux concernant l'évolution de l'axe sont demeurés classiques, n'ajoutèrent rien par leurs figures ni par

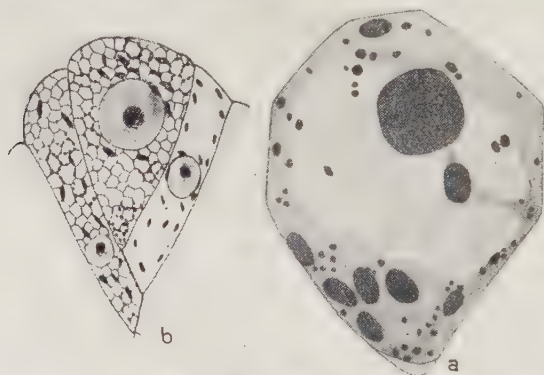


Fig. I. — *a*, cellule apicale de *Polytrichum piliferum* (d'après Sapehin [1913b], Taf. XIV, fig. 3) ; *b*, cellule apicale de *Fontinalis antipyretica* (d'après P. Dangeard [1925a], Pl. I, fig. 4).

leurs textes à ce que je viens d'indiquer ; il en fut ainsi jusqu'en 1913.

C'est alors que SAPEHIN [1913b] reprit l'étude de ce sujet. Dans un travail destiné à élucider les rapports des plastes et du chondriome, il parle à nouveau de la cellule génératrice de l'axe des Mousses. Il y reconnaît chez *Polytrichum piliferum* des chloroplastes dérivant l'un de l'autre par bipartitions successives, et des chondriosomes se manifestant le plus souvent sous une forme granuleuse (1). Sa figure montre des travées sombres délimitant des régions plus claires qui sont peut-être des vacuoles (fig. I, *a*) ; mais l'auteur n'en dit rien,

(1) P. 322.

et le fait qu'il dessine dans ces régions claires des grains analogues aux mitochondries figurées dans le protoplasme empêche de rien affirmer.

P. DANGEARD [1925a] obtient des résultats tout à fait identiques dans la cellule apicale de l'axe de *Fontinalis antipyretica*. Il y décrit des plastes assez grands à côté desquels se trouvent des « cytosomes » petits et granuleux (1). Il indique dans sa figure un protoplasme creusé de nombreux alvéoles polyédriques (fig. I, *b*), au sujet desquels il reste muet. Peut-être faut-il voir là des vacuoles déformées par la fixation.

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — En raison de ses dimensions relativement grandes, la cellule apicale se prête à une étude commode. Elle est assez facile à isoler, à condition d'user du procédé suivant : on décapite la tige aussi près que possible de son sommet, de façon à détacher le bourgeon terminal, mais sans chercher à atteindre la cellule apicale elle-même. On le monte dans un léger excès d'eau, et on fait aller et venir la lamelle sur la lame. On arrive ainsi, en exerçant une légère pression, à énucléer le sommet du bourgeon et à le disposer de profil. Les jeunes feuilles, d'ailleurs assez petites et transparentes, qui accompagnent toujours plus ou moins la cellule apicale, peuvent être facilement écartées en déplaçant doucement la lamelle.

Je n'ai jamais pu, malgré de très nombreuses tentatives, obtenir de coloration *intra vitam* par les colorants vitaux ordinaires. GALEOTTI [1894] a fait remarquer la difficulté très grande que l'on éprouve à colorer une cellule en pleine vitalité (2). Il est assez probable que la non-colorabilité de la cellule apicale est en rapport avec son énergie génératrice. On peut d'ailleurs facilement en examiner sans coloration la plupart des éléments. Les vacuoles en particulier, outre leur réfringence moindre, contiennent presque toujours des

(1) P. 6.

(2) P. 196.

corpuscules plus ou moins mobiles. On peut ainsi les reconnaître à coup sûr.

Mnium punctatum (Pl. I, fig. 1). — La cellule apicale est hémisphérique. Elle renferme des vacuoles toujours arrondies, petites et nombreuses, dans lesquelles on peut voir assez souvent un ou deux corpuscules intravacuolaires les remplissant presque en totalité. Ils sont animés du mouvement brownien ; mais, en raison des petites dimensions des vacuoles qui les renferment, ils remuent presque sur place.

Les chloroplastes petits, ovoïdes ou légèrement fusiformes, sont déjà chargés de chlorophylle. Ils sont répartis dans le cytoplasme entre les vacuoles et mêlés à de nombreuses granulations toujours petites et sphériques.

Il est particulièrement difficile de préciser la valeur de ces granulations. Leur exigüité et leur réfringence leur donnent un aspect brillant ou sombre, selon que l'on met au point à des niveaux différents. L'action de l'acide osmique est donc toujours sujette à caution, et il est préférable de rester à cet égard sur une prudente réserve.

Le noyau est parfaitement visible sans coloration. Il est gros et granuleux et présente une zone périphérique moins dense que la région centrale.

Hypnum fluitans (Pl. I, fig. 2). — Cette espèce, étant aquatique, présente le grand avantage de pouvoir être examinée dans son milieu vital. Mais il ne faut pas oublier que l'eau des mares où vit cette Mousse renferme une assez grande quantité de corps dissous. D'autre part, cette Mousse se flétrit plus rapidement à l'air libre que les espèces à vie aérienne, ce qui est en rapport avec une perméabilité plus grande de ses cellules due à leur biologie spéciale. Aussi l'examen dans l'eau distillée, milieu hypotonique, donne-t-il des images inexactes. Les vacuoles y sont agrandies et distendues, et les chloroplastes sont accolés à leurs parois (1). Pour éviter cet écueil, j'ai recueilli avec les Mousses à étudier

(1) KONOPACKI [1924] a montré que l'immersion d'organismes peu résistants (œuf de grenouille) dans l'eau distillée dont la pression osmotique est nulle amène des perturbations de leur métabolisme et des modifications dans les processus morphogénétiques (p. 323).

une certaine quantité de l'eau où elles se trouvaient, et j'ai monté mes préparations dans une goutte de cette eau préalablement filtrée.

Ici encore, la cellule apicale est hémisphérique. Les vacuoles, arrondies, sont moins nombreuses que chez *Mnium punctatum*, mais elles sont plus volumineuses. Elles sont plus turgescentes et plus rares dans les bourgeons immergés que dans les bourgeons émergés. Les corpuscules intravacuolaires sont inconstants. Ils sont néanmoins souvent présents et, à cause de la grandeur des vacuoles, accomplissent des déplacements bien marqués.

Entre les vacuoles, le protoplasme s'étire en travées étroites. Ces travées renferment des chloroplastes nettement colorés en vert, quoique petits, et des granulations de dimensions diverses. Les plus grosses de ces granulations paraissent sous une certaine mise au point colorées en vert. Mais il est difficile de dire si cette teinte est due à la présence de chlorophylle ou simplement à la réfringence de ces éléments. Ces granulations ne sont certainement pas grassieuses, car l'acide osmique est sans effet sur elles. Peut-être les plus petites noircissent-elles, mais, pour la raison exposée ci-dessus, il est impossible de l'affirmer. Le noyau est dans certains cas bien visible. Il est d'aspect granuleux et renferme un nucléole homogène de dimension moyenne.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Hypnum fluitans* (Pl. III, fig. 2). — La méthode de REGAUD confirme les résultats indiqués ci-dessus. La description du matériel cytoplasmique fuchsinophile de la cellule apicale répond entièrement à ce que j'ai indiqué tout à l'heure. Je n'y reviens pas. Il y a simplement lieu de noter ici l'absence de granulations noires correspondant à des gouttelettes grassieuses. En outre, le formol bichromaté fixe remarquablement le protoplasme, qui paraît ici homogène et creusé de vacuoles arrondies très nettes. Elles sont en tous points superposables à celles que l'observation vitale permet de reconnaître, mais les corpuscules intravacuolaires ont disparu, probablement dissous par les réactifs employés.

Le noyau est gros. Son nucléole et sa région périphérique sont granuleux et vivement colorés en rouge.

Gasterogrimmia crinita (Pl. III, fig. 3). — La cellule apicale présente un protoplasme creusé de vacuoles petites et nombreuses du type *Mnium*. Le noyau très grand et renfermant un gros nucléole répond au type déjà décrit, mais les chloroplastes sont absents. Le matériel fuchsinophile de la cellule est représenté ici par des mitochondries peu nombreuses et par des chondriocotes s'insinuant entre les vacuoles et



Fig. II. — Cellule apicale de *Rhynchostegium Megapolitanum*. — V, vacuoles ; M, chondriosomes (Regaud ; fuchsine acide, vert de méthyle).

suisant assez souvent leur contour. Ainsi se réalise chez les Mousses un type analogue au type normal des végétaux supérieurs.

Rhynchostegium Megapolitanum (fig. II). — La cellule apicale répond au type décrit ci-dessus. Le chondriome est encore représenté par des grains et des

filaments. Il n'y a pas de chloroplastes différenciés.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Hypnum fluitans* (Pl. IV, fig. 1 ; Pl. III, fig. 1). — L'acide osmique fixe et colore, dans la cellule apicale, des granulations très petites se détachant en noir intense sur le fond presque incolore des préparations simplement montées au baume sans action préalable d'un colorant (Pl. IV, fig. 1). Elles sont groupées en amas plus ou moins denses, et quelquefois isolées. Malgré l'absence de coloration, les parois cellulaires et le noyau apparaissent avec une teinte d'un gris jaunâtre qui permet de les reconnaître facilement. Il est à peu près impossible de distinguer précisément les autres éléments de la cellule.

La coloration du même matériel par la fuchsine acide

(Pl. III, fig. 1) met en évidence quelques faits nouveaux. Le protoplasme, granuleux et coloré en rose, présente des lacunes irrégulières correspondant sans nul doute aux vacuoles déformées par le fixateur. Les chloroplastes, colorés en rouge vif et parfaitement homogènes, se reconnaissent facilement. La plupart paraissent fusiformes; certains cependant ont un contour ellipsoïdal ou circulaire, et, dans ce dernier cas, présentent une coloration rouge moins intense. On peut en conclure qu'ils sont tous lenticulaires, les uns étant vus de face et les autres de profil. On constate d'ailleurs, en faisant varier la mise au point, que les chloroplastes d'aspect fusiforme ont une profondeur à peu près égale à leur longueur.

A côté des chloroplastes, se distinguent très nettement des grains fuchsinophiles. Les uns et les autres sont de dimensions variables, et les plus petits chloroplastes se confondent avec les plus grosses granulations, en sorte que les premiers paraissent être le résultat de l'évolution des secondes. Je n'ai jamais rencontré, dans la cellule apicale, les étranglements en « 8 » caractéristiques de la multiplication des chloroplastes. Les granulations fuchsinophiles les plus petites sont, en raison de leur coloration très vive et de leur exiguïté, assez difficiles à distinguer des grains colorés en noir par l'acide osmique. Cependant, avec un éclairage puissant, on parvient à reconnaître ces derniers dans la situation et avec l'aspect décrits précédemment.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

La cellule génératrice de l'axe des Mousses est toujours de grandes dimensions. Son noyau est volumineux et muni d'un gros nucléole.

Le matériel fuchsinophile comprend toujours des mitochondries auxquelles sont associés tantôt des chloroplastes fusiformes ou lenticulaires correspondant à la structure décrite par SAPEHIN [1913b] et P. DANGEARD [1925], tantôt des chondriocentes. Cette inconstance morphologique est peut-être spécifique, mais il est plus probable qu'il faut la rapprocher du fait mis en évidence par GUILLIERMOND [1924]

dans la cellule apicale d'*Elodea canadensis*. Dans cette cellule, les plastes peuvent être, selon les cas, très différenciés et amyliifères ou réduits à des bâtonnets et à des grains (1). GUILLIERMOND attribue ces changements de forme à des influences physiques (2). Il en est sans doute ainsi, et si de telles variations de structure ne se manifestent pas, chez les Mousses que j'ai étudiées, dans une même espèce, cela provient, selon toute vraisemblance, de ce que les divers bourgeons, récoltés au même instant et au même endroit, subissaient précisément les mêmes influences et les traduisaient par la même constitution cellulaire. C'est là un problème de cytophysiologie expérimentale qui dépasse les limites de ce travail. Quelle qu'en soit d'ailleurs la solution et sans sortir du domaine purement morphologique, on peut tirer des faits observés quelques conclusions intéressantes.

Dans le cas où les chloroplastes existent dans la cellule apicale, ils paraissent se rattacher aux mitochondries par toute une série de formes de transition. Ce fait, rapproché de l'absence ou du moins de l'extrême rareté des chloroplastes en voie de division dans une cellule pourtant très active, conduit à supposer que les chloroplastes dérivent à chaque instant de mitochondries auxquelles serait plus spécialement dévolue la faculté de se diviser. C'est à des stades de bipartition que correspondraient les mitochondries allongées étranglées ou géminées si fréquemment retrouvées parmi les autres, ce qui reviendrait à considérer le stock mitochondrial de la cellule comme un véritable *méristème* évoluant normalement vers la formation d'éléments plastiques différenciés.

On peut déduire par analogie qu'il en est de même dans le deuxième cas, lorsque les chloroplastes sont remplacés par des chondriocontes, bien qu'il soit aussi difficile de l'affirmer que de le nier. Rien ne ressemble plus, en effet, à une mitochondrie en chondriodière qu'un court chondrioconte, et il est seulement permis de dire qu'un lien génétique entre ces deux éléments n'est démenti par aucun fait. J'aurai du reste l'occasion de revenir plus tard sur l'interdépendance

(1) P. 18-19.

(2) P. 19.

des chondriosomes et des mitochondries et d'apporter des détails nouveaux à l'appui de cette hypothèse.

A côté du chondriome fuchsinophile, se trouvent constamment des vacuoles toujours arrondies, plus ou moins nombreuses. Il m'est impossible d'apporter aucune contribution à la connaissance du mécanisme de leur apparition. Je ne les ai vues ni se former *de novo* ni se diviser, du moins lorsque leurs dimensions permettaient de les identifier. Les observations réalisées ici m'interdisent de prendre parti pour l'une plutôt que pour l'autre théorie. On peut tout aussi bien admettre, en un point quelconque du protoplasme, une élimination punctiforme de substance, point de départ de la vacuole nouvelle, qu'une bipartition de vacuoles pré-existantes. Tout ce qu'il est permis d'affirmer, c'est que cette bipartition, si elle a lieu, ne se rencontre, au moins dans le cas présent, que chez les vacuoles les plus petites et à un stade où elles ne peuvent être distinguées des autres granulations cytoplasmiques.

La cellule génératrice renferme enfin des granulations graisseuses petites et peu nombreuses. Ces granulations prennent naissance directement dans le protoplasme. Elles ont sans relations avec les plastes et tout à fait indépendantes des vacuoles. Leur valeur physiologique est imprécise. Elle sera discutée à la fin du paragraphe suivant, qui fournira à leur sujet quelques données nouvelles.

CHAPITRE II.

L'axe.

§ I. — HISTORIQUE.

Les indications concernant la structure cytologique de l'axe des Mousses sont rares. W. P. SCHIMPER, le premier, mentionne à cet égard quelques détails à retenir.

En 1848, il souligne que la tige est d'autant plus verte qu'elle est plus jeune (1). Il ne tire d'ailleurs aucune conclusion de cette observation. Il note aussi que les cellules « tenant lieu de corps ligneux » renferment un contenu aqueux où nagent des grains de chlorophylle et d'amidon animés du mouvement brownien, et que, chez *Polytrichum* et quelques autres espèces, le faisceau médullaire est entouré par une zone de cellules amylofères (2).

En 1857, il suit l'évolution des cellules corticales des *Sphaignes*. Dans la région de la tige en voie de différenciation, elles renferment un liquide mucilagineux mal défini, un noyau et des chloroplastes en voie de disparition (3). Lorsque ces cellules vieillissent, leurs parois s'épaississent et leur contenu disparaît. Le tissu médullaire garde un peu plus longtemps un contenu liquide, qui se condense ensuite sur les parois (4).

LORENZ [1863] étudie les *Brutknospen* de *Fissidens taxifolius* et en donne une description cytochimique. Il réalise un examen microscopique de préparations obtenues par écrasement et reconnaît dans les cellules un noyau, un contenu granuleux ou muqueux et des gouttelettes de substance semi-fluide peut-être huileuse (5).

(1) P. 26.

(2) P. 26.

(3) P. 31.

(4) P. 31-32.

(5) P. 2.

RUDOLPH [1912] utilisa le premier les techniques modernes de fixation et de coloration. Chez *Mnium cuspidatum* fixé par la méthode de BENDA, il ne trouve pas trace de chondriosomes (1). Les cellules de la zone externe renferment des chloroplastes normaux. Au contraire, dans la zone interne dont les cellules sont étirées, les chloroplastes subissent une extension passive et se transforment en fuseaux étroits presque filamenteux, disposés les uns à la suite des autres le long des travées cytoplasmiques (2).

P. DANGEARD [1915a] reprit cette étude dans les cellules de l'axe jeune de *Fontinalis antipyretica*. Il reconnut des chloroplastes amylofères accompagnés de « cytosomes » granuleux ou en bâtonnets (3). Dans les cellules plus âgées, il dessine des chloroplastes amylofères très différenciés et des « cytosomes » (4). Ceux-ci sont d'autant moins nombreux que la cellule est plus âgée, ce qui, pour l'auteur, correspond à un retard dans leur multiplication (5). Ici encore, les plastes et les grains sont répartis le long des travées protoplasmiques délimitant des alvéoles polyédriques non interprétées par l'auteur et qui sont sans doute des vacuoles dénaturées par la fixation (6).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — L'épaisseur de l'axe, lui enlevant toute transparence, s'oppose à une observation vitale approfondie. D'autre part, l'examen de coupes minces pratiquées dans du matériel frais est sans intérêt en raison de la désorganisation cellulaire qui en résulte. L'observation vitale ne permettrait d'ailleurs probablement pas de reconnaître des faits particulièrement nouveaux. Les résultats obtenus par d'autres méthodes d'investigation, dont la valeur est bien connue, sont sans aucun doute superposables à ceux que donnerait l'examen vital auquel il faut cependant reconnaître a valeur d'un contrôle indiscutable.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Hypnum*

(1) P. 606.

(3) P. 6.

(5) P. 7.

(2) P. 622.

(4) Pl. I, fig. 3.

(6) Pl. I, fig. 4.

fluitans (Pl. III, fig. 2, 4 et 6). — Les cellules voisines du sommet de l'axe présentent un protoplasme vacuolaire au milieu duquel se distinguent nettement des mitochondries et des chloroplastes analogues à ceux que nous avons vus dans la cellule apicale (Pl. III, fig. 2). Toutefois ici ces chloroplastes présentent assez fréquemment une zone centrale claire, quelquefois pluriloculaire, et qui correspond à la présence d'un ou de plusieurs grains d'amidon.

Ces grains d'amidon s'accroissent très rapidement en volume, et les cellules plus âgées (Pl. III, fig. 4) sont littéralement bourrées de chloroplastes amylières à peu près sphériques. Entre ces chloroplastes se retrouvent les grains mitochondriaux présents dans les cellules plus jeunes.

Les cellules de l'axe adulte (Pl. III, fig. 6) sont formées de constituants identiques, mais leur morphologie diffère quelque peu. Les cellules plus longues sont abondamment vacuolisées, et les chloroplastes sont répartis dans la couche protoplasmique pariétale et dans les travées intravacuolaires. Çà et là, mais en quantité minime, se retrouvent les mitochondries déjà indiquées.

Rhynchostegium Megapolitanum (Pl. III, fig. 7 et 8). — Les cellules immédiatement voisines de la cellule apicale ont une constitution cytologique analogue à celle de cette dernière. Il n'y a donc pas de chloroplastes, mais ils apparaissent très rapidement et de façon classique par renflement d'un chondriosome formant bientôt en son centre un grain d'amidon. Ainsi, au bout de peu de temps, la cellule de l'axe a acquis une constitution en tous points identique à celle des cellules axile: d'*Hypnum fluitans* présentant un protoplasme peu abondant, des chloroplastes amylières nombreux et des mitochondries en petit nombre.

Cette constitution se retrouve pendant un assez long temps au niveau des cellules sous-épidermiques (Pl. III, fig. 7). Par contre, les cellules profondes (Pl. III, fig. 8) se dénaturent assez rapidement. Le noyau s'homogénéise et se déforme. Les chloroplastes ont une tendance à se grouper autour de lui. Ils sont alors petits et paraissent résorber leur amidon. Les travées protoplasmiques intervacuolaires sont entiè-

rement occupées par des grains fuchsinophiles souvent si serrés les uns contre les autres que la travée tout entière paraît constituée par la substance des grains.

Il est douteux qu'il y ait là une multiplication des chondriosomes. Elle ne répondrait, en effet, à aucune nécessité. Il paraît plus probable que, au moment où la cellule meurt, la destruction du protoplasme se traduit par l'apparition d'un produit de désintégration fuchsinophile sans rapports avec le chondriome.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Hypnum fluitans* (Pl. VII, fig. 4, 5 et 6 ; Pl. III, fig. 5). — Les cellules les plus voisines du sommet de l'axe sont relativement petites, polyédriques, irrégulières, et à peu près également développées en longueur, en largeur et en profondeur. Elles renferment des globules de graisse assez nombreux, mais inégalement répartis dans chacune d'elles. Ils sont analogues à ceux que contient la cellule apicale, quoique proportionnellement plus abondants (Pl. VII, fig. 4).

A mesure que l'on s'éloigne du sommet, on voit les cellules s'allonger dans le sens de la longueur de l'axe, jusqu'à devenir, en fin d'évolution, sept ou huit fois aussi longues que larges. En même temps, les gouttelettes graisseuses diminuent en nombre et en dimension pour finalement disparaître. A partir d'un niveau correspondant à peu près au point d'insertion de la quinzième feuille à partir du sommet, il est impossible d'en reconnaître aucune.

Le même matériel traité par la fuchsine acide montre dans les cellules voisines du sommet (Pl. VII, fig. 5) un protoplasme granuleux dénaturé par le fixateur et ne présentant pas de vacuoles nettes. Les chloroplastes sont entièrement développés et renferment de deux à cinq grains d'amidon. A côté d'eux, se voient les granulations graisseuses déjà décrites et des grains fuchsinophiles de très petites dimensions. Dans aucune cellule, on ne trouve de stade intermédiaire permettant d'admettre une relation génétique actuelle entre les chloroplastes et ces grains.

A une certaine distance du sommet, les cellules profondes

se différencient des cellules superficielles. Les premières (Pl. VII, fig. 6) présentent un cytoplasme granuleux, compact, renfermant un noyau rejeté à l'une des extrémités de la cellule. Autour de ce noyau sont groupés presque tous les chloroplastes. Ils sont assez réduits, colorés non plus en rouge vif mais en brun rouge, ce qui paraît indiquer un début de désorganisation. Néanmoins, ils renferment encore de l'amidon. Les granulations cytoplasmiques varient dans leur teinte du brun au rose vif. Elles remplissent toute l'étendue du cytoplasme et paraissent répondre à un stade de désorganisation protoplasmique bien plutôt qu'aux grains mitochondriaux décrits dans les cellules plus jeunes.

La zone cellulaire superficielle a un aspect quelque peu différent (Pl. III, fig. 5). Le protoplasme, granuleux, est creusé de larges lacunes correspondant sans doute à des vacuoles déformées par l'action du fixateur. Les travées cytoplasmiques intervacuolaires présentent, çà et là, des chloroplastes en tous points semblables à ceux des cellules profondes. Le noyau est nettement indiqué et de structure normale. Les granulations sont abondantes. Certaines cependant, quoique colorées en rouge, ne doivent pas être confondues avec des granulations mitochondriales. Encloses dans des vacuoles, elles correspondent plutôt à une précipitation de substance intravacuolaire.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Comme on l'a vu dans le précédent chapitre, la constitution de la cellule génératrice apicale peut changer, soit qu'il s'agisse de variations spécifiques, soit qu'il faille simplement voir là le résultat de conditions physiologiques différentes. Mais, quel que soit l'aspect de cette cellule, toutes celles qui en dérivent acquièrent bientôt une structure identique répondant au type normal de la cellule végétale et réalisant au sommet de l'axe un tissu homogène. Ces cellules se différencient ensuite plus ou moins, selon le genre et l'espèce considérés, en régions diverses variant plutôt par la disposition et la forme de leurs cellules que par la constitution

de ces dernières. Cette constitution diffère de celle de la cellule génératrice par quelques détails. Le plus frappant est peut-être la différence, nettement tranchée ici, entre les chloroplastes et les mitochondries. Aucun terme de passage n'existe entre ces deux catégories d'organites. Ce fait peut être expliqué de deux façons. Ou bien les formes intermédiaires provenaient de la fragmentation répétée des chloroplastes en voie de division active, et ces petits chloroplastes maintenant différenciés ont repris leurs dimensions normales ; ou bien les chloroplastes se formaient constamment à partir des mitochondries granuleuses dans la cellule génératrice cinétiquement active, mais cette différenciation cesse dans les cellules morphologiquement fixées et dotées du nombre normal de chloroplastes.

Cette dernière hypothèse est en accord avec ce que nous verrons plus loin. La première, qui admet l'existence de deux lignées mitochondriales, paraît cependant à rapprocher du fait suivant : dans tous les cas, la cellule adulte est privée de chondriocotes. Ce fait, sans intérêt en ce qui concerne *Mnium punctatum* et *Hypnum fluitans*, a au contraire une grande importance dans le cas de *Gasterogrimmia crinita* et de *Rhynchostegium Megapolitanum*. En effet, chez ces espèces, les chondriocotes présents dans la cellule apicale à côté des mitochondries disparaissent pour être remplacés par des chloroplastes, ce qui paraît bien correspondre à une formation des seconds à partir des premiers, qui n'en seraient qu'une modification morphologique. Mais, même dans ce cas, l'indépendance des chondriocotes et des mitochondries de la cellule apicale est loin d'être prouvée, et, quel que soit l'état sous lequel apparaissent les chloroplastes (chloroplastes vrais ou chondriocotes), leur dérivation à partir des mitochondries est à peu près certaine. On peut ainsi admettre que le cycle normal de l'évolution des chloroplastes à partir des mitochondries passe par la forme chondriocote ; mais il est aussi légitime de supposer que, dans certains cas, cette forme intermédiaire manque, transformant alors la *genèse* normale des plastes en une *tachygenèse* qui explique aisément les diverses images observées.

Dans tous les cas, la structure cytologique « indécise » de la cellule apicale évolue de façons diverses, mais parallèles, vers un état d'équilibre morphologique exactement défini, qui est l'état adulte.

Parallèlement à cette évolution, les vacuoles s'accroissent et se fusionnent, diminuant ainsi en nombre et finissant dans les cellules les plus âgées par réaliser une seule vacuole centrale. Il va de soi que, en raison de leurs dimensions plus grandes, elles subissent des déformations passives qui altèrent dans une certaine mesure leur forme originellement sphérique.

Il n'y a pas de graisse dans les cellules adultes de l'axe. Par contre, comme l'avait déjà observé en 1863 LORENZ par des moyens bien primitifs, on en trouve en assez grande abondance dans les cellules du méristème apical. On peut considérer cette substance soit comme des excreta repris plus tard et éliminés sous un autre aspect, soit plutôt comme une matière de réserve représentant l'excédent nutritif accumulé par la cellule au moment d'une période de métabolisme actif et destinée à y contribuer.

CHAPITRE III.

La phyllidie.

§ I. — HISTORIQUE.

HEDWIG [1782] donna le premier quelques détails sur la structure de cet organe. Il prit, il est vrai, pour des vaisseaux anastomosés (1) les cloisons épaisses séparant les cellules, mais il dessina exactement les chloroplastes (2) et reconnut que la phyllidie leur devait sa couleur verte (3). Dans certaines cellules, il les figura déjetés vers les parois (4) par une vacuole centrale dont il ne soupçonna cependant pas l'existence.

MORREN [1841] suivit l'évolution de cet organe. Les grossissements dont il disposait (150 à 200 diamètres) ne lui permirent pas d'en préciser le détail. Néanmoins, il reconnut dans les plus jeunes stades un cytoplasme homogène qu'il prit pour de la chlorophylle amorphe (5), et il indiqua l'apparition dans un stade ultérieur de chloroplastes morphologiquement définis (6). Ainsi, dès cette date, l'absence de chloroplastes dans les jeunes stades était connue, sinon mise en vedette.

NÆGELI [1845] reconnut une initiale unique à l'origine de la phyllidie (7). Il en indiqua les cloisonnements successifs avec beaucoup de précision, mais donna peu d'indications

(1) Pars I, p. 25.

(2) Taf. I, fig. 5-6.

(3) P. 25.

(4) Taf. I, fig. 6.

(5) [1841*a*], p. 73 ; [1841*b*], p. 174. — L'idée courante alors de la formation des chloroplastes aux dépens de la chlorophylle amorphe (MOHL, *Veg. Zell.*, p. 204) n'est pas étrangère à cette interprétation erronée.

(6) [1841*a*], p. 77 ; [1841*b*], p. 175.

(7) P. 176.

concernant son contenu. Il nota cependant dans les cellules du jeune organe, sitôt après leur formation, un cytoplasme homogène, muqueux et verdâtre. Plus tard, se forment les corps chlorophylliens, qui se situent contre les parois cellulaires, tandis que le contenu devient fluide et clair (1).

J'ai déjà indiqué l'observation réalisée par W.-P. SCHIMPER [1848] d'un contenu mucilagineux ou grumeux dans les jeunes phyllidies voisines du sommet de l'axe (2). Plus tard [1857], il décrit dans les cellules de la phyllidie adulte une substance mucilagineuse où nagent de rares chloroplastes (3).

A partir de ce moment, les travaux publiés sur ce sujet demeurèrent muets en ce qui concerne le contenu cellulaire jusqu'à SAPEHIN [1913b], qui n'indique d'ailleurs rien de précis à cet égard. Cependant, bien qu'il ne parle pas nommément des cellules de la phyllidie, il paraît, si l'on s'en rapporte à ses conclusions, leur attribuer à la fois un matériel chloroplastique et un matériel mitochondrial.

Tout récemment enfin, P. DANGEARD [1925] décrit très brièvement la constitution des cellules phyllidiennes chez *Fontinalis antipyretica*. Elle est comparable à celle des cellules de l'axe (4), présentant des chloroplastes amylofères et des « cytosomes » moins nombreux dans les cellules âgées que dans les cellules jeunes. Comme je l'ai déjà indiqué, l'auteur attribue la raréfaction de ces grains à un retard dans leur multiplication (5).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Mnium punctatum* (Pl. I, fig. 3 ; Pl. II, fig. 4). — Les jeunes phyllidies se manifestent de très bonne heure. Elles forment autour de la cellule apicale de l'axe une série de mamelons papilliformes, d'abord réduits à une seule cellule dont la région distale s'isole bientôt par une paroi. La cellule ainsi formée, dérivant de la cellule apicale de l'axe, présente avec cette dernière une analogie

(1) P. 184.

(2) P. 30-31.

(3) P. 20.

(4) P. 6.

(5) P. 7.

nécessaire. Elle est toutefois un peu plus réduite. Son protoplasme est creusé de nombreuses vacuoles où se retrouvent fréquemment les grains mobiles déjà indiqués chez la génératrice de l'axe. Les chloroplastes sont présents, mais petits. Ils sont accompagnés de granulations réfringentes dont l'examen vital ne permet pas de préciser la valeur. Le noyau est relativement gros. Il renferme un nucléole granuleux très apparent.

Cette cellule joue pendant un temps limité un rôle analogue à celui de la cellule génératrice de l'axe (Pl. I, fig. 3). Mais, tandis que cette dernière, se divisant sur trois faces, donne un massif cellulaire, l'initiale phyllidienne, se divisant alternativement selon deux directions seulement, détermine une lame cellulaire perpendiculaire aux plans de clivage. C'est cette lame cellulaire qui constitue la jeune phyllidie.

Assez rapidement d'ailleurs, et bien avant que la phyllidie ait accompli sa croissance, la cellule apicale perd ses caractères embryonnaires. Sa paroi s'épaissit pendant que ses vacuoles et ses chloroplastes se développent (Pl. II, fig. 4), en sorte qu'il est tout à fait impossible de continuer à lui attribuer la valeur d'une initiale. Le fait que la phyllidie continue néanmoins à s'accroître semble indiquer une activité multiplicatrice intercalaire ou basilaire succédant à l'activité multiplicatrice apicale et se substituant à elle.

Dans les cellules adultes, les chloroplastes se sont extrêmement développés. Ils sont grands et masquent en partie le contenu cellulaire, qui devient d'autant plus difficile à étudier. Néanmoins, dans les phyllidies encore jeunes, on peut distinguer un protoplasme granuleux formant des travées délicates entre les vacuoles très développées. Ces vacuoles, déformées par compression réciproque, se disposent autour du noyau, relativement plus petit que dans la cellule génératrice, mais de structure analogue. Dans les travées protoplasmiques rayonnant autour de lui, les chloroplastes sont déjà très distincts, mais n'ont pas encore atteint leurs dimensions définitives. On retrouve ici encore, et avec les mêmes caractères, les granulations intraprotoplasmiques déjà décrites ailleurs. L'action de l'eau iodée sur la cellule

phyllidienne met en évidence peu de détails nouveaux. Elle permet cependant de noter dans les chloroplastes adultes la présence de quinze ou vingt grains d'amidon de dimensions minimales et indépendants les uns des autres.

Rhynchostegium Megapolitanum (Pl. II, fig. 5). — Lorsque la cellule a achevé son développement, elle est fusiforme et ne renferme plus qu'un petit nombre de vacuoles disposées en chapelet. Celles dont le diamètre n'excède pas la largeur de la cellule sont parfaitement rondes. Les autres subissent une déformation purement mécanique et s'étirent dans le sens de la cellule. A ce stade, la coloration par le rouge neutre ou le violet neutre s'effectue presque à coup sûr, alors qu'elle n'a jamais lieu dans les cellules de feuilles plus jeunes appartenant au même bourgeon et examinées dans les mêmes conditions. D'ailleurs, même dans les cellules adultes, toutes les cellules n'ont pas pour le colorant la même affinité. Certaines ne se colorent pas, ou du moins se colorent avec une extrême lenteur. Dans tous les cas, celles qui se colorent ne sont jamais isolées, mais forment des plages plus ou moins étendues. Il faut enfin noter que, dans une cellule donnée, les vacuoles ne se colorent pas toutes avec la même intensité. Les plus petites sont les plus chromaffines et apparaissent souvent avec une coloration d'un rouge noir, tandis que les plus grandes sont à peine teintées en rose.

La liqueur iodo-iodurée met facilement en évidence dans les chloroplastes de la cellule adulte un ou plusieurs grains d'amidon de dimensions toujours minimales.

Le noyau complètement entouré par les chloroplastes est très difficilement visible. Le protoplasme est réduit à une mince pellicule revêtant les divers constituants de la cellule. Aussi est-il très difficile de préciser si les granulations précédemment visibles existent encore et sous quel aspect.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Hypnum fluitans* (Pl. III, fig. 2). — Les phyllidies les plus jeunes sont composées d'une ou de deux cellules dont le protoplasme homogène renferme des vacuoles arrondies d'assez grandes dimensions plus claires sur le fond protoplasmique vert, des

mitochondries peu nombreuses et des chloroplastes fortement colorés en rouge ne dépassant pas en dimensions ceux que l'on rencontre dans la cellule génératrice de l'axe. Le noyau, analogue à celui de cette dernière cellule, est néanmoins plus petit et renferme un nucléole relativement moins gros.

Dans les cellules appartenant à des phyllidies plus âgées, les chloroplastes plus gros présentent en leur centre un grain d'amidon incolore indiquant que l'amylogenèse s'accomplit.

Rhynchostegium Megapolitanum (phyllidie jeune) (Pl. IX, fig. 15). — Le protoplasme hyalin est légèrement coloré en vert et creusé de vacuoles arrondies, petites et néanmoins peu nombreuses. Les éléments fuchsinophiles sont ici moins différenciés que chez *Hypnum fluitans*. On reconnaît un enchevêtrement assez dense de grains et de bâtonnets sinueux et généralement courts. Tous ces éléments sont isodiamétriques et, leur forme mise à part, absolument semblables. Très rarement, certains présentent un léger renflement dont la région centrale est incolore. Le noyau, de grandes dimensions, renferme un nucléole central coloré en rose pâle.

Toutes les cellules de la même phyllidie sont à peu près de la même dimension et de constitution identique. La cellule apicale se distingue des autres par sa position et non pas par sa structure, ce qui permet difficilement de lui attribuer la valeur d'une génératrice.

Hylocomium splendens (Pl. IV, fig. 5). — La phyllidie décrite ici appartient à l'involucre entourant les archégones. Sa constitution est un peu différente de ce que nous avons vu jusqu'à présent. En effet, quoique adulte, toutes les cellules qui la constituent n'ont pas la même structure cytologique. Une coupe longitudinale montre, en effet, une cellule apicale à chloroplastes rares et petits, alors que les cellules éloignées du sommet présentent un abondant matériel chloroplastique.

Il ne semble pas indiqué d'interpréter les premières comme un système générateur apical. En effet, le noyau et son nucléole ont des dimensions normales, et les vacuoles rayonnant autour de lui sont aussi nombreuses et aussi développées que dans les autres cellules. Il paraît plutôt que les

phyllidies entourant les organes femelles, et destinées à remplir une fonction protectrice, perdent en partie la fonction assimilatrice qui leur était primitivement dévolue.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Hypnum fluitans* (Pl. IV, fig. 1 ; Pl. III, fig. 1). — Ici, comme dans les préparations obtenues par les diverses méthodes utilisées dans ce travail, chaque phyllidie a à peu près la même constitution cellulaire que l'axe au niveau où elle s'insère. Les phyllidies les plus inférieures renferment donc des chloroplastes amylières, tandis que les supérieures, qui sont aussi les plus jeunes, en sont toujours privées.

Chez *Hypnum fluitans*, les coupes non colorées (Pl. IV, fig. 1) permettent de reconnaître dans les plus jeunes phyllidies des granulations noires se détachant nettement sur le fond cytoplasmique à peu près incolore. Elles sont identiques à celles qui ont été décrites dans la région apicale de l'axe et, comme dans l'axe, disparaissent dans les cellules plus âgées. Elles sont totalement absentes dans les phyllidies adultes.

La fuchsine acide met en évidence dans la phyllidie jeune (Pl. III, fig. 1) des chloroplastes fusiformes plus gros et plus trapus, mais moins allongés que ceux de la cellule apicale de l'axe dont ils dérivent. On suit d'ailleurs pas à pas l'évolution de ces derniers vers la forme adulte, et on voit apparaître, au sein de leur substance, des grains d'amidon d'autant plus abondants et développés que la cellule considérée est plus âgée.

Les grains fuchsinophiles décrits dans la cellule apicale se retrouvent ici avec un aspect analogue, mais ils sont moins nombreux.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les recherches exposées ci-dessus confirment le fait, mis en évidence depuis longtemps déjà (NÆGELI [1845]), que la phyllidie dérive d'une initiale unique. Elles montrent aussi, comme on pouvait s'y attendre, que les cellules phyl-

lidiennes évoluent du type embryonnaire vers le type adulte. Mais surtout elles apportent une contribution à la discussion de deux points controversés.

La question de l'existence chez la phyllidie des Mousses d'une cellule génératrice apicale a été depuis longtemps et très longuement débattue. Je ne reviendrai pas sur un exposé historique excellemment mis au point par POTTIER [1921] (1). Il me suffira de rappeler ici les résultats auxquels j'arrive.

Chez *Mnium punctatum*, la cellule apicale, plus grande que les autres, présente des caractères embryonnaires qui l'en distinguent nettement. Ses vacuoles petites, ses chloroplastes minimes et sans amidon, son gros noyau et la disposition en chevron des cellules voisines amènent à la considérer comme une génératrice. Mais d'assez bonne heure, et bien avant que la phyllidie ait accompli sa croissance, cette cellule apicale épaissit ses parois, son rapport nucléo-protoplasmique diminue, ses vacuoles devenues plus grandes rayonnent autour du noyau puis le rejettent à la périphérie; ses chloroplastes grossissent et produisent de l'amidon, en sorte qu'il est impossible de lui attribuer plus longtemps une fonction incompatible avec sa structure.

Chez *Rhynchostegium Megapolitanum*, au contraire, les cellules phyllidiennes ont toutes, dès les premiers stades, une structure identique, ce qui écarte évidemment l'idée d'un accroissement strictement apical.

Il semble donc, *a priori*, qu'il existe pour la phyllidie des Mousses deux modes bien distincts d'accroissement. Peut-être cependant n'y a-t-il pas entre ces deux processus une aussi grande différence qu'on pourrait le supposer. En effet, dans l'un et l'autre cas, la phyllidie débute par une initiale unique, qui, au moment où elle se divise pour la première fois, est à la fois apicale et génératrice. Et, cette interprétation étant admise, le développement de la phyllidie des Mousses répondra simplement au schéma général d'un accroissement diffus succédant à un accroissement terminal, avec cette réserve que cette dernière période, caractérisée par la présence

(1) P. 4-19.

d'une génératrice, peut, selon les espèces, ou bien se manifester durant un temps plus ou moins long, ou bien se réduire à la première division de l'initiale.

Un deuxième point encore discuté est celui de l'origine des vacuoles. Les opinions contradictoires émises à leur sujet peuvent se classer en deux catégories, selon qu'elles admettent ou non une néoformation. L'ensemble des observations réalisées ici paraît plutôt favorable à cette théorie.

Je noterai simplement pour mémoire le fait que je n'ai observé aucune bipartition vacuolaire. Ce n'est pas là, en effet, un argument décisif, le moment précis où la vacuole se partage ayant pu m'échapper. Mais la présence simultanée dans une même cellule de vacuoles, diversement affines pour le rouge neutre et dont les plus petites se colorent avec le plus d'intensité, ne peut guère s'expliquer que par l'existence, à des concentrations diverses dans ces vacuoles, d'une même substance fixant électivement le colorant, les vacuoles les plus petites contenant cette substance à l'état de concentration maxima. Ces faits sont exactement superposables à ceux que GUILLIERMOND [1925] a mis en évidence chez les Champignons, où ils se traduisent par des images analogues. Aussi est-il assez indiqué d'adopter ici l'explication proposée par ce savant à propos du cas étudié par lui. « Le cytoplasme sécréterait une substance colloïdale (dans le cas des Champignons, ce serait la métachromatine), non miscible avec le cytoplasme, et qui se déposerait en son sein sous la forme de corpuscules de consistance semi-fluide. Ces corpuscules, par leur pouvoir d'absorber de l'eau, se gonfleraient, puis se transformeraient peu à peu en vacuoles liquides (1). »

La présence de vacuoles de faible diamètre et néanmoins peu colorées qu'on serait tenté d'interpréter comme résultant de la fragmentation de grandes vacuoles déjà abondamment hydratées n'est pas en désaccord avec cette théorie. En effet, ces vacuoles, bien que petites relativement à leurs voisines de même coloration, peuvent cependant avoir une destinée

(1) P. 228.

parallèle et une origine identique à partir d'une masse moins importante de substance, la coloration identique traduisant une concentration identique chez des vacuoles dont l'inégale grandeur est due simplement aux dimensions variables des corpuscules de substance déposés dans le cytoplasme et qui sont à leur origine.

Il n'est pas d'ailleurs impossible que les vacuoles, une fois formées, se fragmentent. Cela peut arriver en particulier lorsqu'il s'agit d'une cellule âgée et à vacuoles grandes reprenant à un moment donné une activité génératrice. Mais ce n'est évidemment pas le cas pour la cellule phyllidienne définitivement fixée dans sa forme et dans son rôle physiologique.

L'évolution du chondriome répond trait pour trait à ce qui se passe dans l'axe. Le stade adulte réalisé ici encore par des plastes amylofères et des grains dérive d'un ensemble moins différencié qui répond soit au type *plaste + mitochondrie*, soit au type *chondrioconte + mitochondrie*. Les conclusions à tirer d'une telle évolution ont été exposées et discutées dans le chapitre précédent. Il est inutile d'y revenir.

Les granulations grasses présentes dans les phyllidies jeunes disparaissent rapidement. C'est là encore un fait commun aux cellules de la phyllidie et à celles de l'axe. Il admet, dans l'un et l'autre cas, la même explication.

CHAPITRE IV.

Premiers stades de l'anthéridie (jusqu'à la différenciation de l'assise pariétale).

§ I. — HISTORIQUE.

W.-P. SCHIMPER [1848] paraît être le premier qui suivit l'évolution de l'anthéridie. Il reconnut son origine unicellulaire (1) et nota la présence de chloroplastes dans la cellule initiale (2).

LEITGEB [1868*b*] décrivit minutieusement le développement de l'anthéridie chez *Funaria*, mais, comme à son habitude, il fit totalement abstraction du contenu cellulaire. On peut retenir cependant cette indication, que la première anthéridie formée a pour cellule initiale la cellule génératrice apicale de l'axe elle-même (3). Nous connaissons par ailleurs la constitution cytologique de cette cellule.

Les auteurs, nombreux cependant, qui s'occupèrent de la spermatogenèse des Mousses négligèrent les tout premiers stades, et leurs descriptions commencent en général au moment où l'assise pariétale de l'anthéridie est différenciée.

SAPÉHIN lui-même [1913*a*] ne vit pas la cellule initiale proprement dite. Le premier stade qu'il signale correspond à un « trichome » pluricellulaire. Il y reconnaît de nombreux « plastides » (4).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

Chez toutes les Mousses, l'anthéridie dérive d'une cellule appartenant à l'assise superficielle de l'axe. Cette cellule est située, avec un nombre plus ou moins grand de cellules

1 P. 53.

(2) P. 86.

3 P. 526.

(4) P. 15.

semblables, au niveau d'un bourgeon terminal. Dans ce dernier cas, et lorsque les anthéridies formées sont nombreuses, l'extrémité de l'axe s'élargit en un plateau discoïde plus ou moins développé. Il est commode de s'adresser à un genre présentant ce groupement terminal. Le choix des plantes mâles est en effet beaucoup plus facile. De plus, la production des anthéridies appartenant à un même axe n'est pas simultanée, mais successive, en sorte qu'une préparation réalisée aux dépens d'un seul individu présente le plus souvent tous les stades d'évolution de ces organes.

Chaque cellule destinée à donner une anthéridie se renfle en une papille dont la partie distale s'isole par une cloison transversale. La cellule apicale ainsi formée fonctionne un certain temps comme initiale, distribuant de part et d'autre un certain nombre de segments cunéiformes, successifs et superposés. Sitôt formé, chacun de ces segments évolue pour son propre compte, donnant immédiatement deux cellules, l'une superficielle qui appartiendra à la paroi de l'anthéridie, l'autre profonde, qui évoluera en tissu spermatogène.

Lorsque la cellule génératrice a donné le nombre de segments définitif, d'ailleurs variable pour une même espèce, et, à ce qu'il semble, en rapport avec la vitalité de l'individu, elle isole à son tour une cellule pariétale superficielle et évolue comme les segments auxquels elle a donné naissance.

1. MATÉRIEL VIVANT. — L'observation vitale est très facile à réaliser. Lorsque les anthéridies sont groupées au sommet de l'axe, le procédé le plus simple consiste à pratiquer dans le disque terminal des coupes longitudinales aussi minces que possible. A cet égard, le microtome de RANVIER peut rendre de grands services. Les coupes ainsi obtenues sont montées soit dans l'eau, soit dans un liquide isotonique, soit dans une solution appropriée de colorant.

Mnium spinosum (Pl. I, fig. 4). — Le plateau terminant l'axe est formé de cellules qui toutes, à des degrés divers, renferment des chloroplastes fusiformes présentant un aspect composé dû à la présence dans leur masse de plusieurs grains d'amidon. L'une de ces cellules se renfle en une papille légère

dans laquelle le noyau devient plus apparent. A ce moment, à côté de chloroplastes demeurés inchangés, se voient des granulations intracytoplasmiques plus ou moins réfringentes, dont les plus grosses, colorées en vert, paraissent constituer un terme de passage entre les chloroplastes et les plus petites de ces granulations. Les vacuoles sont faciles à colorer par le rouge neutre. Elles sont tantôt peu nombreuses, ayant l'aspect irrégulier de plages colorées s'insinuant entre les éléments figurés de la cellule, tantôt très abondantes et parfaitement sphériques. Dans ce dernier cas, toutes les vacuoles d'une même cellule prennent, par le rouge neutre, une teinte à peu près identique, ne présentant jamais, d'une vacuole à l'autre, les différences d'intensité indiquées dans les cellules phyllidiennes. Sans doute les vacuoles peu nombreuses et à caractères adultes de la cellule initiale se fragmentent-elles en éléments plus petits qui se répartissent également dans les cellules filles. Cette répartition commune à tous les constituants cytoplasmiques n'est vraisemblablement, au moins en ce qui concerne les vacuoles, qu'un phénomène purement passif dépendant du phénomène plus général de la cytodiérèse, qui entraîne également une déformation mécanique du vacuome initial. L'aspect irrégulièrement réticulé que présente ce dernier pendant un temps très court est le prélude du morcellement vacuolaire réalisé peu après.

Mnium punctatum (Pl. I, fig. 5 et 6). — L'initiale anthérienne se présente avec des caractères analogues. La seule différence à noter est le nombre plus grand des grains d'amidon inclus dans les chloroplastes. Il est possible que ce nombre plus grand réponde non pas à des structures spécifiquement différentes, mais simplement à des conditions physiologiques diverses.

Dans cette cellule, qui va bientôt se diviser en deux par une cloison transversale, se retrouvent encore des granulations intracytoplasmiques plus ou moins réfringentes et des vacuoles arrondies.

Pendant que la cellule se divise (Pl. I, fig. 5), les chloroplastes se divisent aussi, chacun des chloroplastes-fils empor-

tant avec lui un lot plus ou moins nombreux de grains d'amidon, en sorte qu'au bout de peu de temps un certain nombre de chloroplastes ne renferment plus qu'un seul de ces grains. Ces chloroplastes ne sont pas également répartis. Les formes composées sont surtout abondantes dans les cellules basales, tandis que les formes simples, en rapport avec une division active de ces éléments et de la cellule qui les renferme, se trouvent surtout dans la cellule apicale, dont ils précisent la fonction génératrice déjà indiquée par un volumineux noyau.

Cette cellule apicale détache au niveau de sa base une série de segments successifs alternes et obliques (Pl. II, fig. 6), constituant ainsi un massif cellulaire dont le sommet est constamment occupé par la portion distale de la cellule apicale. Cette cellule joue donc le rôle de cellule génératrice. Elle en a d'ailleurs les caractères. Son noyau est gros ; ses vacuoles sont petites et optiquement vides. Ses chloroplastes sont de plus en plus réduits, et les plus petits d'entre eux se confondent avec les granulations cytoplasmiques présentes avec leur aspect ordinaire. Ces caractères disparaissent d'ailleurs rapidement. Lorsque le massif anthéridien a acquis sa longueur définitive, la cellule génératrice se divise comme les segments auxquels elle a donné naissance. La cellule-fille interne devient spermatogène. L'autre demeure apicale, mais reprend une structure normale et ne se distingue que par sa position des autres cellules pariétales.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Mnium spinosum* (Pl. IV, fig. 3). — L'anthéridie jeune est de forme ovoïde. Elle est constituée par un petit nombre de cellules formées d'éléments identiques, mais dont la quantité et la disposition varient quelque peu de l'une à l'autre. La cellule apicale renferme un protoplasme de densité irrégulière. On y distingue facilement un noyau de grande taille se divisant activement, en sorte qu'il n'est pas rare de rencontrer des cellules binucléées. Les chloroplastes se groupent le plus souvent autour du noyau et s'appliquent fréquemment contre sa surface. Ils sont fusiformes, étroits, et la

majeure partie d'entre eux présentent une zone centrale claire correspondant à un grain d'amidon. A côté d'eux se voient des grains très chromophiles arrondis ou en courts bâtonnets et de dimensions quelque peu irrégulières. Il paraît légitime de les rapprocher des formations analogues décrites dans la cellule apicale de l'axe ; la même origine et la même destinée leur sont sans doute dévolues.

Les cellules basales de l'organe présentent des chloroplastes de plus en plus gros et dont la coque mitochondriale s'amincit peu à peu, comme distendue par le grain d'amidon qui en occupe la région centrale. Le protoplasme est de moins en moins dense à mesure qu'on s'éloigne du sommet, ce qui est sans doute dû à la présence de vacuoles plus développées. Les grains chromophiles décrits ci-dessus sont présents dans les cellules moyennes correspondant aux segments détachés de la cellule initiale. Ils y sont généralement de plus grandes dimensions, mais toujours inégaux entre eux. Ils paraissent plus rares et peut-être même totalement absents dans les cellules formant le pédicelle de l'organe.

Mnium punctatum (Pl. VII, fig. 7). — Ce stade, un peu postérieur à celui dont il vient d'être question, se présente encore sous l'aspect d'un massif cellulaire dont l'extrémité apicale est occupée par une cellule génératrice.

Celle-ci présente un noyau beaucoup plus volumineux et plus chromophile que ceux des cellules basales. Le nucléole, homogène et densément coloré, est auréolé par une zone plus claire que la zone nucléaire périphérique. Le protoplasme est assez compact. Il présente néanmoins des régions plus claires correspondant sans nul doute à des vacuoles de dimensions médiocres déformées par le fixateur. Les chloroplastes sont allongés en fuseaux étroits. Ils renferment tous un grain d'amidon qu'ils revêtent d'une enveloppe chromophile épaisse. A côté d'eux se distinguent des grains peu nombreux, souvent géminés, et des bâtonnets courts et incurvés. Ceux-ci qui, dans certains cas, sont nettement moniliformes, sont dus sans aucun doute à l'alignement de grains préexistants, le long des travées protoplasmiques déterminées par les vacuoles.

Ces dernières augmentent de volume à mesure qu'on s'éloigne du sommet, et il en est de même pour les chloroplastes. Le protoplasme, comprimé entre les éléments figurés de la cellule, forme des parois d'une extrême délicatesse doublées par la coque très amincie des chloroplastes contre lesquels il s'étend. Il est tout à fait impossible de distinguer des éléments fuchsinophiles analogues à ceux des cellules moins différenciées. S'ils existent, ils sont, en raison même de la disposition des éléments cellulaires, étroitement appliqués contre les enveloppes mitochondriales des chloroplastes et, à cause de leur coloration identique, se confondent avec elles. Leur présence, cependant probable, ne saurait donc être affirmée absolument.

Mnium affine (Pl. VII, fig. 2). — Le stade décrit ici termine la première période de développement de l'anthéridie. Il présente sept segments détachés de la cellule apicale, qui a encore tous les caractères d'une cellule génératrice (noyau volumineux à gros nucléole et chloroplastes fusiformes de dimensions réduites). Cependant la partie inférieure de l'anthéridie a déjà individualisé une assise pariétale et, si l'on examine successivement du sommet vers la base les segments issus de la cellule génératrice, on y reconnaît toute la série des images dont l'aboutissement est la différenciation d'une région superficielle et d'une région profonde.

Les éléments déjà décrits dans les stades précédents se retrouvent ici avec des modalités quelque peu différentes. Toutes les cellules profondes qui évolueront pour donner les éléments mâles ont une constitution à peu près identique. Le protoplasme est assez dense. Il présente des vacuoles petites et nombreuses et renferme des grains mitochondriaux assez abondants. Ces chloroplastes perdent leur aspect fusiforme et résorbent peu à peu leur amidon, s'étirant parallèlement à la surface du noyau qu'ils coiffent au niveau de deux pôles opposés. Cette disposition polaire des chloroplastes paraît en rapport avec la division de la cellule. A peu près constamment, en effet, on les retrouve symétriquement disposés par rapport à l'emplacement qui a été ou qui sera occupé par la plaque équatoriale.

Les noyaux sont tous identiques. A peine peut-on noter une dimension relativement plus réduite pour les nucléoles appartenant aux cellules de la base, qui sont les premières formées et, par conséquent, les plus anciennes.

Les cellules pariétales, d'abord identiques aux précédentes, reprennent bientôt une structure adulte. Leurs vacuoles s'accroissent notablement, et leurs chloroplastes, régulièrement fusiformes, sécrètent un ou plusieurs gros grains d'amidon. Les mitochondries se retrouvent inchangées dans toutes ces cellules.

Un fait intéressant à noter est l'étirement des plastes qui se retrouve au niveau des cellules pariétales récemment formées. Cette déformation, dans le cas présent, se manifeste dès le deuxième segment à partir du sommet et avant que ce segment se divise à son tour en deux cellules. l'une profonde, l'autre pariétale. Elle se transmet aux cellules filles et persiste un temps assez long dans les cellules pariétales, où les chloroplastes ainsi modifiés forment des capuchons polaires répondant à l'égard des futures cinèses à la disposition que j'ai tout à l'heure indiquée.

Ainsi cet allongement des chloroplastes ne saurait être considéré comme une régression au sens propre du mot, ni comme une évolution unilatérale, mais comme une déformation peut-être purement mécanique, ne modifiant pas la substance elle-même du chloroplaste et pouvant, selon la destinée des cellules, ou s'interrompre ou progresser.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Mnium punctatum*. — Dès les plus jeunes stades, les globules de graisse sont totalement absents. Ni dans la cellule initiale, ni plus tard dans la cellule génératrice, ni dans les cellules qui en dérivent, ne se retrouvent de grains osmiophiles correspondant à des corps gras. Dans certains cas seulement et chez des anthéridies âgées, les cellules de la base présentent dans leur protoplasme une poussière de grains osmio-réducteurs fort petits. Ces cellules sont abondamment vacuolisées, à noyau petit et à chloroplastes amyli-fères pluriloculaires. Cesont là des caractères de cellule âgée, en rapport d'ailleurs

avec ce que nous savons de leur évolution. Aussi paraît-il légitime de considérer les grains osmiophiles apparaissant dans leur cytoplasme comme des produits de désintégration de ce dernier.

Funaria hygrometrica. — Les résultats obtenus chez cette espèce sont exactement superposables à ceux que je viens d'exposer à propos de *Mnium punctatum*. Il me paraît inutile de les répéter ici.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

La première période de l'évolution de l'anthéridie, période décrite dans ce paragraphe, est caractérisée par la présence d'une cellule génératrice apicale issue de la cellule initiale de l'organe.

La cellule initiale est d'abord en tous points identique à celles qui l'environnent. Son noyau petit, ses vacuoles grandes et peu nombreuses, ses chloroplastes amylières composés sont autant de caractères *adultes* qui se retrouvent aussi bien dans cette cellule que dans ses voisines. Le protoplasme renferme des granulations mitochondriales, mais pas de globules graisseux.

Cette cellule se renfle bientôt vers l'extérieur, puis, par une cloison transversale, détache à son sommet une cellule apicale qui deviendra génératrice et donnera le corps de l'anthéridie, tandis que la cellule basale donnera le pédoncule de cet organe. Aussitôt après, la cellule génératrice apicale commence à se diviser et forme une série de cloisons obliques en chevron, déterminant un nombre de segments variables, mais limité. Chacun de ces segments aussitôt formé se divise en deux cellules, l'une externe pariétale, l'autre interne spermatogène, et la cellule apicale, cessant d'être génératrice, en fait autant. Ainsi, à ce stade, l'anthéridie est composée d'une assise superficielle et de quelques cellules centrales qui sont, par définition, les initiales spermatogènes.

Les grains mitochondriaux présents dans la cellule apicale se transmettent de cellule à cellule et se retrouvent dans tous les cas avec des caractères constants. La question de

leurs rapports avec le plastome se présente de façon assez analogue à ce que nous avons vu à propos de la cellule génératrice de l'axe. Mais il est possible de suivre de plus près la destinée des chloroplastes et de mieux comprendre leur évolution.

Les chloroplastes amylières présents dans la cellule initiale de l'organe commencent à se disloquer dès l'instant où elle se différencie du tissu voisin. Les grains d'amidon qu'ils renferment se séparent les uns des autres, isolant avec eux une petite quantité de la substance plastique. Cette « dislocation », surtout marquée dans la région distale, donne dès la première division, à la cellule apicale, des caractères embryonnaires plus accusés (chloroplastes petits et uniloculaires) en rapport avec ses fonctions génératrices.

Cette cellule apicale, devenue génératrice, acquiert une structure superposable à celle que j'ai décrite à propos de la cellule génératrice de l'axe. Ici encore, les formes intermédiaires entre les chloroplastes adultes et les grains mitochondriaux sont fréquentes. Elles admettent aisément l'interprétation que j'ai déjà proposée à leur sujet. D'après cette hypothèse, au moment où la cellule initiale devient génératrice, un certain nombre d'éléments chondriosomiques se transforment en chloroplastes, selon les besoins du moment et tant que la chose est nécessaire. Ainsi s'explique la présence, dans la cellule génératrice commençant à fonctionner, de formes intermédiaires aux mitochondries et aux plastes et de chloroplastes sans amidon, secondairement apparus. Ces diverses catégories d'éléments ne se forment plus, n'ayant plus aucune raison d'être, lorsque la cellule apicale de l'anthéridie cesse d'être génératrice. A ce moment, en effet, toutes les cellules de l'organe sont pourvues du matériel chloroplastique qui leur est nécessaire. Cette interprétation, en accord avec les faits exposés dans les autres chapitres, apporte une justification nouvelle à la théorie de l'interdépendance du plastome et du chondriome.

Les chloroplastes présents dans la cellule génératrice se transmettent de cellule à cellule et se retrouvent le plus souvent avec leurs caractères dans les segments détachés

de la cellule initiale. Mais quelquefois, dans ces segments même, la régression des chloroplastes, qui est de règle dans les cellules initiales spermatogènes, se manifeste de façon plus précoce. Ils s'étirent alors parallèlement à la surface du noyau et résorbent les minuscules grains d'amidon qu'ils peuvent encore contenir. Les cellules externe et interne résultant du recloisonnement d'un segment ainsi constitué ont une structure analogue ; mais, dans les cellules spermatogènes issues de la cellule profonde, les chloroplastes ne réapparaîtront pas, du moins avec leur valeur propre ; au contraire, ils se reforment bientôt dans les cellules pariétales, qui reprennent peu à peu l'aspect adulte classique (gros chloroplastes amylières, vacuoles abondantes et petit noyau).

Parallèlement à cette évolution du plastome, le vacuome se modifie. Les vacuoles grandes et peu nombreuses de la cellule initiale se morcellent bientôt, et, lorsque cette cellule est sur le point de se diviser pour la première fois, ses vacuoles sont plus abondantes, plus petites et sensiblement irrégulières. Contrairement à ce qui se passe dans la phyllidie, leur coloration par le rouge neutre ne varie pas avec leur diamètre. Ce fait s'explique aisément. Dans le cas présent, il n'y a pas néoformation mais division. La concentration du suc vacuolaire, au moins dans cet instant qui suit la formation des vacuoles-filles, est donc la même pour l'ensemble des vacuoles, quelles que soient leurs dimensions.

Lorsque les cellules pariétales sont différenciées, les vacuoles comme les chloroplastes y reprennent une grandeur normale. Elles se réduisent au contraire, de plus en plus, dans les cellules spermatogènes. Elles y subsistent cependant, quoique avec des dimensions minimales, et gardent dans tous les cas leur forme sphérique.

Les globules de graisse sont absents, sauf, dans certains cas, au niveau des cellules basales de l'anthéridie. Ils s'y présentent alors comme une poussière de grains minuscules et paraissent devoir être considérés dans le présent cas comme un produit de désintégration bien plutôt que comme une substance de réserve.

CHAPITRE V.

Évolution du tissu spermatogène (de la cellule initiale spermatogène à la spermatide).

§ 1. — HISTORIQUE.

Malgré les nombreux travaux publiés à propos du tissu spermatogène des Mousses, les indications concernant l'évolution de ce tissu sont assez rares. Les plus anciens auteurs ne parlent du contenu anthéridien qu'au moment de son évacuation et lorsque les spermatozoïdes y sont déjà formés. Les travaux relativement récents seuls donnent quelques détails sur l'aspect cytologique des éléments spermatogènes.

ARENS reconnaît en 1907 chez *Polytrichum juniperinum* que les cellules spermatogènes sont quadrangulaires et remplies d'un protoplasme dense et granuleux (1). Le noyau présente un gros nucléole (*Kernkörperchen*) (2), et sa division s'effectue sans centrosomes (3). Toutefois, ces derniers apparaissent durant la dernière division, qui est diagonale (4).

En 1911, M. WILSON étudie la spermatogenèse de *Mnium hornum* et d'*Atrichum undulatum*. Il décrit la structure des cellules dans une anthéridie déjà âgée. Ces cellules sont cubiques (5) ou pentagonales (6). Elles se distinguent des cellules pariétales par l'absence de chloroplastes (7). Elles ont un gros noyau à nucléole nucléinien (7). Leur protoplasme est finement alvéolaire, mais non pas vacuolisé (8), et ne renferme aucune granulation colorable. Au moment de l'avant-dernière division, le nucléole s'étrangle et donne un corpuscule isolé (9). Il en est de même lors de la dernière

(1) P. 25.

(2) P. 25.

(3) P. 26.

(4) P. 27.

(5) P. 423.

(6) P. 433.

(7) P. 423 et 433.

(8) P. 423 et 434.

(9) P. 425.

mitose (1). Le corps ainsi formé ne passe pas dans le cytoplasme chez *Mnium* (2) ; au contraire, chez *Atrichum*, il quitte le noyau et gagne la périphérie de la cellule. Il fonctionnera plus tard comme blépharoplaste (3).

Les spermatides, d'abord carrées ou pentagonales, s'arrondissent bientôt (4). Le noyau est grand, à nucléole central (4). Le cytoplasme est finement alvéolaire et présente une ou quelques vacuoles (5). Il n'y a pas de granules cytoplasmiques (5). Dans aucun cas il n'y a de centrosome (4). Toutefois, l'auteur décrit au moment de chaque mitose (*Atrichum*), ou seulement des dernières (*Mnium*), un corpuscule issu du noyau, qu'il considère comme un centrosome régressé ne jouant aucun rôle dans l'élaboration des structures cinétiques (6).

ALLEN [1912] décrit l'évolution de l'anthéridie chez *Polytrichum juniperinum*. Il n'y a, dans les cellules spermatogènes, ni plastides ni grains d'amidon dès l'instant où la paroi anthéridiale est différenciée. A ce moment, le cytoplasme est réticulaire et un peu plus dense (7). Il renferme des « plaques kinoplasmiques » variables en épaisseur et irrégulières en contour (8), concaves vers le noyau qu'elles coiffent, et jouant durant les cinèses un rôle analogue à celui des centrosomes (9). Ces plaques polaires se fragmentent plus ou moins rapidement en grains kinoplasmiques (10) de valeur physiologique analogue (11). Ces grains se transmettent de cellule à cellule durant toute la période de développement du tissu. Ils sont peut-être (12) à l'origine du *central body*, que l'auteur trouve aux pôles du fuseau de la dernière division (13) et auquel il refuse une origine nucléaire (14).

WALKER [1913] reconnaît chez *Polytrichum formosum* des cellules initiales plus grandes que celles qui constitueront plus tard le tissu spermatogène (15). Elles renferment un cytoplasme finement granulaire contenant de nombreuses vacuoles de dimensions variables et des chloroplastes étirés

(1) P. 425 et 434.

(2) P. 425.

(3) P. 434.

(4) P. 427 et 434.

(5) P. 446.

(6) P. 447.

(7) P. 434.

(8) P. 432.

(9) P. 433.

(10) P. 434.

(11) P. 435.

(12) P. 451.

(13) P. 450.

(14) P. 451.

(15) P. 417.

que l'auteur interprète comme un stade de désorganisation (1) et qu'il identifie aux kinétoosomes d'ALLEN (2). Il y a, en outre, des granules colorés généralement entourés par un espace clair. Il n'y a pas de centrosomes durant les premières cinèses (3). Toutefois, dans les dernières divisions, les fibres fusoriales irradiant à partir d'un corpuscule centrosomoïde (4).

Pour SAPEHIN [1913a], les cellules initiales spermatogènes contiennent des chloroplastes. Ceux-ci ne se divisent pas en même temps que les cellules qui les renferment, de sorte que chaque cellule-fille renferme la moitié des plastides de la cellule-mère, jusqu'au moment où il n'en reste plus qu'un par cellule (5). Désormais, ce plastide se divisera en deux au moment de chaque bipartition cellulaire, chacun des plastides ainsi produits occupant un pôle du fuseau cinétique et accompagnant plus tard le noyau formé au niveau de ce pôle (5).

Dans une note ultérieure, le même auteur [1913b] signale des chondriosomes dans les cellules spermatogènes, mais il ne les figure pas dans son dessin (6).

WOODBURN [1915] ajoute peu de choses à ces détails. Il reconnaît dans le tissu spermatogène de *Mnium affine* des cellules un peu plus grandes que celles qui se trouvent dans l'anthéridie adulte. Leur protoplasme est homogène, finement granulaire, avec une tendance à la floculation (7). L'auteur a vu dans les cellules de la base des vacuoles plus marquées. Il attribue cet aspect à la lenteur que le fixateur met à atteindre cette région (7). Les fuseaux cinétiques ne présentent, au niveau de leurs pôles, ni corps ni plaques polaires (8).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Mnium punctatum* (Pl. I, fig. 7). — Les tout premiers stades de l'évolution du tissu spermatogène peuvent seuls être suivis vitalement. Rapidement, en effet, le nombre toujours croissant des couches cellulaires qui

(1) P. 117.

(2) P. 120, en note.

(3) P. 117.

(4) P. 122.

(5) P. 15.

(6) Pl. XIV, fig. 4.

(7) P. 445.

(8) P. 453.

constituent l'anthéridie enlève toute transparence à cet organe. On peut néanmoins arriver à découvrir l'instant précis où les cellules profondes, venant de s'isoler, commencent à évoluer dans un sens qui leur est propre. On peut alors y reconnaître, malgré l'écran formé par la couche cellulaire superficielle qui les enveloppe et qui les recouvre, un noyau très transparent et plus gros que celui des cellules de la paroi. Autour de ce noyau, les chloroplastes réfringents et nettement colorés en vert s'étirent et s'incurvent, prenant la forme de chondriocontes, dont l'aspect irrégulier et varié est dû à la présence de petits grains d'amidon destinés à disparaître.

Les stades ultérieurs ne sont pas justiciables de l'examen vital. L'anthéridie s'accroît, en effet, de plus en plus en épaisseur et finit par devenir opaque. Néanmoins, les procédés brutaux de dilacération et d'écrasement dont je parlerai dans le prochain chapitre permettent de reconnaître l'absence de chloroplastes et d'amidon dans les cellules spermatogènes.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Mnium spinosum* (Pl. IV, fig. 4 ; Pl. V, fig. 2 à 6). — Sitôt isolées des cellules pariétales, les cellules profondes s'en différencient notablement. Leurs chloroplastes s'étirent parallèlement à la surface du noyau, tandis que leur région centrale incolore, correspondant à un grain d'amidon, s'efface peu à peu. On a ainsi des filaments incurvés, sur la longueur desquels se distinguent des grains d'amidon en voie de résorption, donnant au filament un aspect moniliforme (Pl. IV, fig. 4). Lorsque ces grains sont définitivement résorbés, les chloroplastes ont l'aspect de chondriocontes réguliers qui se morcellent bientôt en courts fragments restant peu de temps alignés en chapelet (Pl. V, fig. 2), puis se disséminant dans le cytoplasme où rien désormais ne permet de les distinguer des granulations mitochondriales préexistantes (Pl. V, fig. 3 à 6).

Les nucléoles sont massifs et à peu près régulièrement arrondis dans les cellules initiales (Pl. IV, fig. 4). Dans les cellules constituant les dernières générations spermatogènes, ils sont plus petits par rapport au noyau qui les renferme, et

leur contour est très irrégulier (Pl. V, fig. 2 et 5). Souvent des fragments se détachent de leur masse, réalisant ainsi des noyaux à deux ou trois nucléoles dont l'un est souvent sensiblement plus grand que les autres (Pl. V, fig. 3, 4 et 6). Ils ne paraissent jamais sortir du noyau et émigrer dans le cytoplasme.

Cette diminution relative du nucléole par rapport au noyau s'accroît de plus en plus, et, au moment où la spermatide s'arrondit, le noyau ne présente plus dans sa masse aucune structure visible.

Mnium affine (Pl. V, fig. 1 ; Pl. VI, fig. 12 à 14 ; Pl. VII, fig. 2). — Les préparations colorées à l'hématoxyline donnent des images identiques à celles obtenues chez *Mnium spinosum*. Très rapidement, les chloroplastes disparaissent et les chondriocentes qui en dérivent se transforment en chapelets de grains qui persistent quelque temps incurvés parallèlement à la surface du noyau (Pl. V, fig. 1).

Les mêmes coupes, colorées par la fuchsine et le vert de méthyle, sont plus démonstratives. J'ai déjà noté, dans les cellules initiales spermatogènes, la transformation progressive des chloroplastes en éléments filamenteux. Ces chloroplastes accompagnent un gros noyau à nucléole très fuchsinophile. Ils se groupent le plus souvent à des pôles opposés du noyau, s'étirent et s'enchevêtrent les uns dans les autres et paraissent ainsi réaliser une calotte sphérique concave vers le noyau (Pl. VII, fig. 2).

Après avoir complètement résorbé les quelques grains d'amidon encore présents sur leur trajet, ils se fragmentent en granulations semblables à celles qui préexistaient dans les cellules (Pl. VI, fig. 12 et 13). Le stock mitochondrial tout à fait homogène ainsi réalisé se répartit à chaque division également dans chaque cellule-fille, manifestant jusqu'aux dernières divisions spermatogènes une polarité évidemment en rapport avec la situation des lignes de force cinétiques (Pl. VI, fig. 14).

Le protoplasme présente dans les premiers stades des cavités vacuolaires petites, nombreuses et très nettes (Pl. VII, fig. 2). Plus tard, la densité du chondriome empêche de les

voir aussi nettement. Cependant la répartition inégale des grains mitochondriaux, leur alignement en pseudochondriomites dans certaines régions et leur absence totale en d'autres laissent présumer la présence de vacuoles séparées par des travées protoplasmiques plus ou moins étroites (Pl. VI, fig. 12).

Le rapport nucléo-plasmatique augmente de façon sensible. Au contraire, le rapport nucléolo-nucléaire diminue. Il n'est pas sans intérêt de noter dès maintenant cette tendance, dont l'apogée manifestée dans le spermatozoïde se manifestera alors par un rapport nucléo-plasmatique tendant vers l'infini, et par un rapport nucléolo-nucléaire exactement égal à zéro.

Les nucléoles prennent par la fuchsine acide une teinte rouge vif assez analogue à celle du chondriome dans les mêmes préparations. Dans les cellules initiales spermatogènes, ils sont à peu près sphériques, et leur diamètre est égal au tiers ou à la moitié du diamètre nucléaire total. Dans les derniers stades, on rencontre souvent deux ou trois nucléoles (Pl. VI, fig. 12 et 14). Ils sont alors beaucoup plus petits.

Ces nucléoles, souvent unis et soudés entre eux, paraissent dériver par étranglement d'un nucléole unique (Pl. VI, fig. 13). Ils ne paraissent jamais s'évader du noyau, ni pénétrer dans le cytoplasme. Aucun élément extranucléaire ne peut, par ses dimensions, sa forme ou sa position, être identifié à un nucléole « extrus ». La « pulvérisation » des nucléoles paraît plutôt être en rapport avec leur disparition et, pour ainsi dire, leur fonte au sein du noyau qui, plus tard, est entièrement homogène.

Mnium punctatum (Pl. VI, fig. 1 à 4). — Ici encore, les chloroplastes ne persistent pas dans les cellules profondes, où l'on trouve par contre des chondriomites sinueux et de diamètres quelque peu irréguliers. À côté de ces derniers, se voient des grains fuchsinophiles tranchant nettement sur la teinte verte du protoplasme et s'apparentant évidemment aux mitochondries signalées dans les premiers stades de l'anthéridie. On reconnaît enfin des vacuoles assez abondantes mais relativement petites creusées dans le protoplasme. Elles paraissent optiquement vides (Pl. VI, fig. 1 et 2).

Plus tard les chondriocontes se fragmentent et s'égrènent (Pl. VI, fig. 3), et, en fin d'évolution, les cellules ne renferment plus que des grains tous semblables, sans aucun caractère permettant de reconnaître leur origine différente. Ces grains se répartissent également dans les cellules résultant de divisions ultérieures, en sorte qu'à la fin des six ou sept divisions qui donnent les spermatides il ne reste plus dans chaque cellule qu'un matériel fuchsinophile peu nombreux. Les autres éléments cytoplasmiques se transmettant de cellule à cellule avec des caractères constants ; la spermatide est constituée par un protoplasme renfermant un noyau, une ou plusieurs vacuoles et des grains mitochondriaux (Pl. VI, fig. 4).

Les noyaux des spermatides sont sensiblement plus petits que ceux des cellules initiales. Ils sont néanmoins relativement gros par rapport à la cellule qui les renferme, et leur diamètre atteint souvent la moitié du diamètre de celle-ci (Pl. VI, fig. 4).

Les nucléoles sont bien visibles durant les premières générations cellulaires, mais ils ont des contours beaucoup moins nettement tracés que chez *Mnium affine*. Ils sont, en outre, moins fortement fuchsinophiles et prennent une teinte neutre, peu franche, bien différente de celle du chondriome.

Je n'ai pas assisté ici à un morcellement du nucléole. Peut-être son contour diffus et sa teinte particulière indiquent-ils un début de pénétration de la substance ambiante réalisant, comme dans le cas précédent, mais par un processus quelque peu différent, une homogénéisation du noyau (Pl. VI, fig. 3).

Le résultat est d'ailleurs le même chez l'une et l'autre espèce : le noyau, au moment où la spermatide commence à s'arrondir, est parfaitement homogène et coloré en vert (Pl. VI, fig. 4).

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Mnium affine*. — Comme je l'ai indiqué dans le chapitre précédent, aucune trace de corps gras ne peut être mise en évidence dans le tissu spermatogène à aucun moment de son évolution.

Les préparations non colorées ne permettent de déceler quelques grains osmiophiles que très rarement et dans des cellules sans rapport avec ce tissu. La fuchsine colore un noyau gros à périphérie densément granuleuse. Le centre en est plus clair et contient un nucléole arrondi et volumineux. Le protoplasme est sensiblement moins bien fixé que par la méthode de REGAUD. Les images, peu nettes, ne montrent pas aussi clairement que par cette méthode la transformation des chloroplastes en chondriocentes, puis en grains. Néanmoins il est facile de s'assurer que, après quelques divisions, le tissu spermatogène ne renferme plus de chloroplastes. Le protoplasme est creusé de vacuoles petites. Leur aspect est plus irrégulier ici que dans les préparations obtenues par la méthode de REGAUD, ce qui est sans doute dû à l'insuffisance du fixateur.

Funaria hygrometrica. — Cette espèce donne des images entièrement analogues à celles que j'ai décrites chez *Mnium punctatum*. Les préparations non colorées, entièrement dépourvues de grains osmiophiles, permettent d'affirmer l'absence de corps gras.

4. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de BATAILLON). — *Mnium affine* (Pl. VI, fig. 17 à 24). — Les cellules spermatogènes ont toutes une structure analogue, quelle que soit la génération à laquelle elles appartiennent. Leurs dimensions seules diffèrent. Elles sont, comme on pouvait s'y attendre, de plus en plus petites à mesure que les divisions spermatogènes s'effectuent. Elles présentent dans tous les cas un cytoplasme creusé de cavités petites, nombreuses, et polyédriques par compression réciproque (Pl. VI, fig. 17). Ces cavités sont certainement dues à l'action du fixateur. Elles ne ressemblent en rien aux vacuoles régulièrement sphériques mises en évidence par la méthode de REGAUD, et, si elles en dérivent, c'est après de telles transformations qu'on ne peut plus leur en attribuer la valeur. Les travées qui les séparent sont généralement homogènes et de couleur uniforme. Il arrive néanmoins assez souvent que des granulations nombreuses, colorées par la safranine et souvent

soudées en réseau délicat, se détachent sur le fond protoplasmique vert. Ces granulations se retrouvent, quoique avec une netteté moindre, dans les préparations colorées par l'hématoxyline. Elles sont alors colorées en noir intense sur le fond gris du protoplasme. Une différenciation plus poussée les décolore : aussi ne peut-on les interpréter autrement que comme des éléments mitochondriaux déformés par l'action du fixateur. Il est très important de retenir ce fait qui nous permettra plus tard d'en mieux comprendre d'autres.

Le noyau présente une substance fondamentale plus dense à la périphérie et un caryosome, seul coloré par la safranine, dont la dimension relativement au noyau décroît au cours du développement du tissu spermatogène. Il est toujours unique au moment où le noyau va se diviser.

La première indication qu'une mitose se prépare est fournie par une brusque augmentation de volume du caryosome, dont le diamètre, d'abord minime par rapport à celui du noyau (Pl. VI, fig. 18), arrive à en atteindre et à en dépasser la moitié (Pl. VI, fig. 19). Au cours de son accroissement, le caryosome devient variqueux. Sa surface, d'abord lisse, présente maintenant des tubérosités qui la rendent irrégulière, en sorte qu'il présente, au bout de peu de temps, l'aspect d'un peloton densément enchevêtré dont les anses épaisses et conrescentes correspondent précisément aux irrégularités de surface que je viens de signaler (Pl. VI, fig. 20). C'est là en réalité un spirème, bien qu'il ne présente jamais ici l'aspect délié observé dans les cinèses typiques.

Pendant que le caryosome subit ces transformations, la membrane nucléaire s'efface, le cytoplasme s'homogénéise et la portion achromatique du noyau se confond avec le reste de la cellule, au sein de laquelle le spirème se détache comme le seul élément figuré.

Le fuseau se manifeste alors. Il est formé de fibres plus denses et plus colorées que le cytoplasme avoisinant (Pl. VI, fig. 20). Ses pôles sont larges. Ils ne présentent ni coiffe, ni plaque, ni grains d'aucune sorte, et sont simplement indiqués par la terminaison à leur niveau des fibres du fuseau. Celles-ci, peu convergentes, réalisent par leur terminaison une surface

et non pas un point. Elles ne se prolongent pas au delà de cette surface et ne constituent jamais d'aster (Pl. VI, fig. 20 et 24).

Le fuseau se formant dans la direction d'un diamètre de la cellule et le caryosome se trouvant au centre de celle-ci, il en résulte que, dès l'abord, le spirème se trouve situé à l'équateur du fuseau. La suite de la cinèse répond au schème normal. Le spirème se fragmente en chromosomes qui répondent, à n'en pas douter, aux tubérosités nucléolaires décrites ci-dessus ; puis les chromosomes se séparent en deux paquets, qui se portent respectivement vers chaque pôle où les noyaux-fils se reconstitueront (Pl. VI, fig. 21).

La dimension minime des éléments étudiés ne permet pas de préciser s'il y a ou non clivage des chromosomes. Pour la même raison, leur nombre est difficile à compter. Il paraît néanmoins être égal à 8.

Lorsque la dernière division spermatogène est accomplie, le caryosome s'efface et disparaît. Mais il faut noter que sa disparition totale est précédée d'une transformation de sa substance. Il était en effet jusqu'à présent nettement coloré en rouge par la safranine (Pl. VI, fig. 22) ; il est maintenant coloré en vert (Pl. VI, fig. 23) et réalise, par conséquent, à proprement parler, un plasmosome, bien que, par sa situation et sa forme, il ne puisse y avoir de doute sur son identité. La présence, dans les cellules pariétales de l'anthéridie considérée, de caryosomes normalement colorés (Pl. VI, fig. 25) prouve évidemment qu'il ne saurait être question ici d'une différenciation trop poussée par le vert Lumière. Il faut simplement admettre qu'à un nucléole nucléinien succède un nucléole plasmatique, qui se confond plus tard avec la substance achromatique du noyau lorsque celui-ci s'homogénéise avant de s'allonger.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

L'histoire du chondriome telle qu'elle ressort des recherches exposées dans ce chapitre est de la plus grande simplicité : comme on pouvait s'y attendre, le groupe des *Muscinées* présente des affinités non douteuses avec celui des *Ptérido-*

phytes décrit cytologiquement par EMBERGER [1921], et l'affirmation d'un début identique dans l'évolution spermatogénétique des *Archégoniates* n'est pas l'un des moindres résultats du présent travail.

Il n'est de ce fait en désaccord avec aucun de ceux qui le précèdent, si ce n'est avec celui de SAPEHIN [1913 *a* et *b*), dont l'importance est médiocre. L'absence dans le tissu spermatogène de chloroplastes et de grains d'amidon paraît en effet avoir été reconnue par M. WILSON dès 1911. Dans tous les cas, elle est expressément signalée par ALLEN [1912], qui observa sans aucun doute l'étiement des chloroplastes, leur groupement aux pôles du noyau et leur égrènement. Malheureusement, l'interprétation « centrosomienne » qu'il en donna s'inspira trop étroitement des idées alors en vogue, et il ne tira pas de son observation tout le parti qu'il était possible d'en tirer. Il paraît, d'ailleurs, assez peu ferme dans ses propres conclusions, puisqu'il admet qu'une étude soignée puisse jeter un jour tout à fait nouveau sur la nature réelle de ces structures protoplasmiques (1).

WALKER [1913] eut le très grand mérite d'en reconnaître la vraie valeur. Il suivit le premier les phénomènes de régression des chloroplastes au cours de la spermatogenèse, et, s'il est vrai qu'il les interpréta à tort comme des phénomènes de dégénérescence, il n'en mit pas moins en lumière un fait jusqu'alors ignoré.

L'erreur d'ALLEN s'explique d'ailleurs aisément. Les chloroplastes étirés ont en effet une tendance à se disposer de part et d'autre du noyau. Ils subissent, à n'en pas douter, l'influence de l'orientation cinétique de la cellule, et l'aspect qui leur est, de ce fait, imposé est une preuve nouvelle de la malléabilité de leur substance. Mais une autre déduction s'impose dont l'importance ne doit pas échapper. Les lignes de force cinétiques n'agissent pas seulement sur la substance nucléaire. La disposition des constituants cytoplasmiques en dépend aussi. La position des chloroplastes aux pôles du noyau est évidemment déterminée par des forces qui ne

(1) P. 166.

dépendent pas d'eux. Ils en subissent l'action. Pourtant, le moins qu'on puisse affirmer, c'est qu'ils ne jouent aucun rôle dans l'édification du fuseau. Ce déplacement passif des chloroplastes permet d'envisager un déplacement analogue des autres éléments figurés du cytoplasme, et tout particulièrement du chondriome. Ainsi, je crois, s'expliquent aisément les opinions divergentes émises au sujet de la présence des corps centraux. Selon la qualité de la fixation, selon le degré plus ou moins poussé de la différenciation, des éléments plus ou moins modifiés dans leur forme et appartenant vraisemblablement au chondriome se reconnaissent aux pôles du fuseau. Mais, — et l'emploi de techniques centrosomiques ne laisse pas place au doute, — il n'y a chez les Mousses pas plus de centrosomes que chez les végétaux supérieurs.

La déformation des chloroplastes précède la résorption des grains d'amidon inclus. Ces derniers se retrouvent répartis sur le trajet du chloroplaste étiré et devenu filamenteux. La chlorophylle, elle aussi, persiste dans les chloroplastes pendant leur allongement et se retrouve dans les chondriocentes qui en résultent, ce qui est en accord avec les observations réalisées par GUILLIERMOND [1912] sur divers embryons végétaux. Mais, dans le cas décrit par cet auteur, il s'agit d'un processus inverse, et c'est dans les chondriosomes destinés à se transformer en chloroplastes que la chlorophylle apparaît à un moment où leur forme est encore celle de petits bâtonnets (1).

Les difficultés inhérentes à l'observation vitale m'ont empêché de préciser l'instant où la chlorophylle disparaît complètement. Peut-être est-ce au moment où l'amidon se résorbe. Peut-être est-ce plus tard au cours de l'évolution du tissu spermatogène. Il est dans tous les cas certain que le corps mitochondrial présent dans la spermatide n'en laisse reconnaître aucune trace.

Le résultat définitif de la régression des plastes est la constitution d'un chondriome granuleux homogène, réalisé

(1) P. 87.

d'assez bonne heure, et se transmettant de cellule à cellule pendant les dernières générations spermatogènes.

Ces grains ont manifestement une double origine. Ils dérivent à la fois du chondriome granuleux et du plastome présents côte à côte dans les cellules initiales spermatogènes. Ils sont cependant identiques, et ni par leur morphologie, ni par leurs réactions microchimiques, il n'est possible de les départager en deux catégories distinctes. Nous verrons plus loin que cette similitude va, en réalité, jusqu'à une identité de substance. Il suffira de retenir pour l'instant la présence dans la spermatide d'un stock mitochondrial homogène, sans chloroplastes et sans amidon.

Les vacuoles régressent elles aussi et, sans doute par une fragmentation parallèle à la division des cellules, reprennent des dimensions très petites. Elles apparaissent au sein du protoplasme comme des cavités incolores creusées dans sa substance et toujours sphériques, du moins dans le matériel fixé.

Aucun élément osmio-réducteur ne peut être mis en évidence dans le tissu spermatogène. Malgré le métabolisme actif dont il est le siège, — ou peut-être à cause de cela, — aucune substance grasse ne s'y concrétise sous un aspect figuré.

Ainsi, en ce qui concerne son cytoplasme, l'évolution du tissu spermatogène paraît consister dans un retour à l'état embryonnaire d'éléments déjà hautement différenciés. D'une cellule initiale répondant au schème normal de la cellule végétale typique dérive en effet toute une série d'éléments de plus en plus petits et de moins en moins complexes, aboutissant en définitive à la formation d'une spermatide réduite à la structure cytoplasmique la plus simple, c'est-à-dire constituée par un protoplasme peu vacuolisé, renfermant quelques grains mitochondriaux. Le cytoplasme, en se réduisant ainsi à un protoplasme presque pur, paraît, en quelque sorte, régresser jusqu'à un état aussi peu différencié que possible pour repartir et évoluer ensuite dans un sens différent.

Le noyau subit lui aussi d'importantes modifications. La manifestation la plus évidente de cette évolution est une

augmentation notable de son volume par rapport à celui de la cellule qui le contient. Cet accroissement du rapport nucléocytoplasmique au cours de la spermatogenèse est d'ailleurs la règle, et je n'y reviens que pour mémoire. Mais sa structure intime varie également.

J'ai déjà décrit le noyau des cellules initiales spermatogènes. Il est régulièrement sphérique et présente un nucléole nucléinien ou caryosome, qui résume toute sa substance chromatique. Au cours de la spermatogenèse, ce caryosome diminue et s'efface, en sorte que, tandis que le rapport nucléo-protoplasmique tend vers l'infini, le rapport nucléolo-nucléaire tend vers zéro.

Cette disparition est généralement précédée d'une fragmentation. Aussi les derniers stades présentent-ils souvent des caryosomes multiples. Dans ce cas, ces derniers sont petits, et leur masse totale, relative au volume du noyau, est toujours inférieure à celle du ou des caryosomes présents dans les générations spermatogènes antérieures.

Ce phénomène, exactement décrit (1) et figuré (2) par M. WILSON [1911], fut interprété par lui comme une « extrusion » de chromatine donnant naissance au blépharoplaste et à la « limosphère ». WALKER [1913] reconnut lui aussi un étranglement du caryosome (3) et admit également une émission de chromatine extranucléaire (4).

Cette interprétation erronée s'explique aisément. Le caryosome disparaît sans laisser de reliquat chromatique dans la cellule, — et à ce sujet les préparations colorées par la safranine sont péremptoires ; — mais, par contre, dans les préparations insuffisamment différenciées, le chondriome demeure fréquemment coloré par les colorants nucléaires. Et c'est, sans conteste possible, ce chondriome plus ou moins déformé qui fut pris pour de la chromatine « extruse ». Le destin attribué à cette dernière (formation d'une limosphère ou d'un *Nebenkörper*) correspond trop étroitement au destin du

(1) P. 425 et 434.

(2) Pl. XXVII, fig. 4, 6-8, 17, 26 ; Pl. XXXVIII, fig. 51-55.

(3) Pl. XIV, fig. 29, 30.

(4) P. 423.

chondriome pour qu'il soit permis de mettre en doute leur identité.

Quelle que soit d'ailleurs la façon dont les choses évoluent, la spermatide, en fin d'évolution, présente un noyau homogène. Cette homogénéisation du noyau paraît être un fait constant. Elle a été, sinon expressément décrite, du moins figurée par la plupart des auteurs précités. Ceux mêmes qui, comme ALLEN [1912], donnent au noyau une structure réticulée persistant dans la spermatide constatent néanmoins l'abolition du nucléole présent dans les premiers stades.

La figure 2 d'ARENS [1907] est elle aussi très explicite. On n'y retrouve aucune trace du volumineux nucléole figuré dans les stades précédents (1). Il est vrai que la figure 2 correspond, d'après son auteur, à un stade déjà avancé de l'évolution de la spermatide. Mais c'est dès sa formation que WOODBURN [1913] dessine chez *Mnium affine* un noyau régulièrement granuleux (2) se colorant de façon homogène (3).

M. WILSON [1911], dans des préparations obtenues par des techniques qui mettaient parfaitement en évidence le nucléole et sa fragmentation, signale explicitement sa disparition (4) et son absence (5) dans les spermatides d'*Atrichum*. Au même stade, il reconnaît chez *Mnium hornum* un noyau homogène (6).

Cette homogénéisation nucléaire, qui se retrouve sous une forme peu différente dans la spermatogénèse animale, réalise l'aspect définitivement acquis par le noyau après la dernière cinèse spermatogène. Elle termine l'évolution morphologique du noyau quiescent. Mais il faut ajouter quelques détails touchant la caryocinèse.

Le caryosome résume, comme nous l'avons vu, toute la substance nucléaire chromatique. Il est, dans tous les cas, unique et s'accroît en volume de façon brutale pendant que la membrane nucléaire disparaît. Cet accroissement n'est pas dû à un apport de substance préexistant ailleurs. Il se fait sur place par une élaboration *in situ* de matériel néo-

(1) Fig. 9 et 10.

(3) P. 449.

(5) P. 436.

(2) Pl. XXI fig. 11.

(4) P. 435.

(6) P. 432.

formé. Le caryosome ainsi hypertrophié se transforme en un spirème trapu et dense qui donne par fragmentation des chromosomes en courts bâtonnets.

C'est donc là, à proprement parler, une « caryosphère » telle qu'elle est définie par E. B. WILSON [1925] (1).; le fait n'est pas rare chez les animaux. J'en rappellerai quelques exemples (2).

HARTMANN, dans l'œuf d'*Asterias glacialis*, montre que la chromatine se condense en une sphère homogène d'où naissent plus tard les chromosomes (3). GUNTHER voit chez les Échinodermes une condensation analogue des chromosomes donnant naissance à un caryosome homogène (4), et SCHAXEL décrit également une fusion des chromosomes en un nucléole nucléinien unique (5).

Ce sont là des faits en accord avec celui que je viens de décrire, mais en désaccord avec l'idée de la continuité génétique des chromosomes. D'autres paraissent, au contraire, venir à l'appui de cette théorie.

Pour JORDAN, par exemple, les chromosomes se groupent autour du nucléole et se soudent à sa surface (6). Pour VEJDOWSKY, les chromosomes, quoique très condensés, ne disparaissent pas (7) et, pour BROWNE, ils demeurent individualisés dans la caryosphère (8).

Les observations de même ordre sont plus rares chez les végétaux, mais, de mon point de vue, singulièrement plus importante. Le travail de MEUNIER [1888] sur les *Spirogyra* est d'autant plus intéressant que ses dessins (9) se superposent aux miens de façon frappante. Tout d'abord, soumettant à divers réactifs le noyau de la Spirogyre, il conclut qu'il n'y a pas de nucléine ailleurs que dans le nucléole (10).

(1) P. 93.

(2) Je cite d'après LUBOSCH [1913] et E. B. WILSON [1923].

(3) LUBOSCH, p. 295.

(4) LUBOSCH, p. 295.

(5) LUBOSCH, p. 296.

(6) LUBOSCH, p. 296.

(7) E. B. WILSON, p. 353.

(8) E. B. WILSON, p. 353.

(9) Pl. II.

(10) P. 375.

Ce nucléole est donc, comme chez les Moussés, une caryosphère. L'identité est poussée plus loin. MEUNIER note en effet que la substance chromatique du nucléole peut augmenter de volume, et non pas par un apport de substance étrangère, mais par une élaboration « actuelle » faite « sur place » (1). Le nucléole ainsi constitué fournit à lui seul toute la nucléine de la plaque nucléaire (2), et la nucléine des couronnes polaires se condense tout entière au niveau des nucléoles fils (3).

Je n'ai pas besoin de souligner à nouveau le parallélisme absolu qui se manifeste entre la description de MEUNIER et la mienne. En un point cependant, nos observations divergent. Pour lui, le nucléole des Spirogyres n'est pas une masse amorphe. « Il reproduit fidèlement dans ses traits essentiels la structure des noyaux les plus parfaits (4). »

Cette assertion surprend d'autant plus que l'auteur reconnaît sur le vivant un nucléole homogène (5). C'est secondairement, sous l'action de réactifs divers (alcool, acide acétique ou acide chromique) (6) que se manifeste la structure interprétée comme nucléaire (7).

Une telle description évoque inévitablement l'idée d'un *artefact*. Mais une structure artificielle de cette sorte avait de grandes chances d'être prise en considération par son auteur. Elle lui permettait, en effet, d'homologuer (8) son nucléole aux « nucléoles-noyaux » conçus par CARNOY [1884] (9) ; et, sans doute, l'idée alors courante dans l'entourage de ce savant ne fut pas sans influence sur l'interprétation adoptée par son disciple.

Il est sans doute téméraire de ma part de hasarder ici une opinion sur un phénomène que je n'ai pas personnellement étudié. Il me paraît pourtant difficile d'attribuer à ce nucléole une constitution nucléaire. Une telle interprétation aurait pour conséquence dernière d'admettre, comme le proposait HENNEGUY [1896] (10), la valeur nucléaire absolue de ce prétendu nucléole-noyau.

(1) P. 385.

(2) P. 380.

(3) P. 380.

(4) P. 374.

(5) P. 369-370.

(6) P. 370.

(7) P. 371.

(8) P. 375.

(9) P. 238 et 248.

(10) P. 340.

Il semble plus indiqué, dans le cas où la structure décrite par MEUNIER ne serait pas un *artefact*, de distinguer chez les végétaux deux sortes de caryosphères : les unes amorphes et sans structure interne définie, les autres dans lesquelles les chromosomes persistent, réunis mais incomplètement fusionnés. •

Ces deux catégories ne sont pas exclusives l'une de l'autre. Elles correspondent, comme nous l'avons vu, aux observations réalisées chez les animaux. Dans l'un comme dans l'autre règne, il est possible que la fusion des chromosomes en un caryosome amorphe soit, selon les cas, réalisée plus ou moins complètement. Il est du moins certain que, chez les Mousses, la caryosphère quiescente est parfaitement homogène. Aucun chromosome individuellement défini ne peut y être reconnu.

J'ai déjà indiqué l'absence de corps centraux durant les cinèses spermatogènes. Ni ARENS [1907], ni M. WILSON [1911], ni WALKER [1913], ni WOODBURN [1915] n'en avaient d'ailleurs signalé, et nous savons ce que l'on doit penser des kinéosomes d'ALLEN. Toutefois, ARENS et WALKER reconnaissent des centrioles aux pôles du fuseau de la dernière division. Cette dernière division est, chez les Mousses, difficile à reconnaître, et on se demande si ces deux auteurs, guidés par l'idée admise d'une relation entre le blépharoplaste et le centrosome, n'ont pas considéré comme telle toute division présentant un corps figuré aux pôles du fuseau. Je reviendrai sur cette question chez les Hépatiques, où la dernière division, diagonale, se reconnaît très aisément. En ce qui concerne les Mousses, je ne puis qu'affirmer à nouveau l'impossibilité où j'ai été de découvrir à aucun stade le moindre corps central aux pôles du fuseau.

CHAPITRE VI.

Évolution du tissu spermatogène (transformation de la spermatide en spermatozoïde).

§ I. — HISTORIQUE.

Bien que l'existence de spermatozoïdes soit connue chez les Muscinées depuis le XVIII^e siècle, leur étude ontogénétique et morphologique ne fut entreprise qu'au milieu du siècle suivant. W.-P. SCHIMPER [1848] reconnut le premier chez les Mousses (*Polytrichum formosum* et *Sphagnum latifolium*) (1) la présence de cellules spermatiques (2) renfermant chacune un corpuscule spermatique enroulé en spirale. Ce corpuscule libéré se meut et entraîne la cellule dans son mouvement de rotation (3).

HOFMEISTER [1851] mentionna une semblable structure pour le tissu spermatogène de *Funaria hygrometrica*. Ce tissu est formé de petites cellules régulièrement groupées, dont chacune renferme un filament enroulé en spirale et brunissant par l'iode (4).

La même année, THURET [1851] décrivit chez la même espèce un tissu spermatogène cellulaire dans les mailles duquel sont situés les spermatozoïdes (5). Chez *Polytrichum commune*, le contenu de l'anthéridie jeune est formé de petits globules confus, régulièrement alignés et soudés en une masse réfringente, qui tend à se fractionner carrément. Dans l'anthéridie adulte, cette masse s'est convertie en un tissu à mailles

(1) Tab. VI, fig. 11 et 25.

(2) P. 53.

(3) P. 54.

(4) P. 67.

(5) P. 26.

peu distinctes, dont chaque cellule renferme un spermatozoïde (1) enroulé en cerceau avec un renflement marqué sur un point de leur circonférence (2) et dont une extrémité porte deux cils d'une ténuité extrême (3).

GUIGNARD reprit en 1889 l'étude de la question. Son travail, grâce à une technique plus sûre, marque un progrès sensible sur ceux de ses prédécesseurs. Il suit en effet pour la première fois avec exactitude la transformation de la spermatide en spermatozoïde. Dans le genre *Sphagnum*, la spermatide présente du côté opposé au noyau une masse de protoplasme amylicée (4). Le noyau s'étire, offrant à sa partie antérieure un bouton brillant qui porte les cils (5). La masse amylicée ne diminue pas de volume (6). Elle a la forme d'un haricot dont la courbure est parallèle à celle du spermatozoïde, et elle est accompagnée d'une vésicule finement granuleuse, qui se gonfle et se détruit (7).

Cet important mémoire fut considéré comme définitif jusqu'au moment où des techniques plus perfectionnées, apportant des faits nouveaux, remirent en question la spermatogenèse des Mousses.

Dans son traité sur les Mousses et les Fougères, CAMPBELL [1905], au cours d'une brève description de la spermatogenèse de *Funaria hygrometrica*, signale que le noyau perd son nucléole avant la formation du spermatozoïde (8).

ARENS, appliquant systématiquement à cette étude les techniques modernes, donna en 1907 une description étendue de la spermatogenèse de *Polytrichum juniperinum*. Les spermatides y sont d'abord triangulaires, mais bientôt arrondies (9). Les granules existant dans les stades précédents ne se retrouvent plus dans leur protoplasme, qui est homogène (10). Le noyau où se voyait jusqu'alors un nucléole net s'homogénéise lui aussi (11) et s'étire en forme d'arc (12). Au début de cette évolution, et bien qu'il ne signale pas ce fait dans son texte, l'auteur dessine (13) une spermatide où

(1) P. 26.

(2) P. 27.

(3) P. 22.

(4) P. 23.

(5) P. 23.

(6) P. 24.

(7) P. 24.

(8) P. 197.

(9) P. 28.

(10) P. 28.

(11) P. 29.

(12) P. 29.

(13) Fig. 11.

le noyau est à peu près invisible. Il est au contraire fort net dans la figure qui suit et est alors homogène. L'auteur ne trouve pas de *Nebenkörper* (1).

Chez *Mnium hornum*, les spermatides montrent un plasma granuleux et un noyau à nucléole distinct (2). Ici, l'auteur reconnaît, durant les derniers stades, la présence d'un corps grand, rond et très chromophile (3). Ce corps s'applique sur le blépharoplaste étiré et se creuse d'une vacuole, prenant ainsi l'aspect d'un anneau ou d'une faucille (4). Peu à peu, cette vacuole augmente, et la coque qui l'entoure et qui représente le reste du corps s'efface peu à peu (5). L'auteur ne peut rien dire sur la formation de ce *Nebenkörper* ; il affirme simplement que ce ne peut être le nucléole, car ce dernier est encore visible dans le noyau quand le *Nebenkörper* est formé (6). La fin de l'évolution correspond à ce qui a été vu chez *Polytrichum*. Le noyau s'homogénéise et s'allonge en spirale le long du blépharoplaste (7).

La même année, chez *Polytrichum formosum*, J. et W. DOCTERS VAN LEEUWEN REIJNVAAN [1907] voient à chaque cinèse un granule chromatique sortir du noyau et se diviser en deux dans le protoplasme (8). C'est là pour les auteurs l'origine des centrosomes. Dans la spermatide, une extrusion chromatique analogue donne le blépharoplaste (9); puis la moitié de la masse chromatique s'élimine à son tour (10). Cette deuxième masse, devenue intraprotoplasmique, s'étire en arc, puis se ferme en anneau (11), pour finalement disparaître et être remplacée par un grain sortant lui aussi du noyau et venant se placer à l'extrémité du ruban blépharoplastique (12). C'est alors que le noyau dont la structure est inchangée commence à s'allonger (13).

Les mêmes auteurs étudièrent en 1908 la spermatogenèse de *Mnium* sp. Ils en décrivirent les premiers stades et signalèrent, après la formation des centrosomes aux dépens du

(1) P. 30.

(2) P. 30.

(3) P. 31.

(4) P. 31.

(5) P. 32.

(6) P. 32.

(7) P. 33.

(8) P. 11.

(9) P. 13.

(10) P. 13.

(11) P. 13-14.

(12) P. 15

(13) P. 15.

noyau, l'« extrusion » d'une deuxième masse chromatique qui disparaît dans le cytoplasme (1). Cette masse chromatique fugace n'est autre chose pour les auteurs qu'un *chromatoïde* *Nebenkörper* analogue à celui qu'a signalé ARENS (2).

WILSON [1911] voit chez *Mnium hornum* le nucléole subir deux divisions et donner deux ou trois corps alignés (3). Un seul reste dans le noyau dont les limites sont peu nettes ; les autres passent dans le cytoplasme (4). Ceux-ci s'accroissent en nombre, sans doute par division, et certains, ou la totalité d'entre eux, donnent des bâtonnets courts et irréguliers (5). Le nucléole lui-même sort à son tour et subit probablement le même sort (6). Les bâtonnets se groupent autour d'une vacuole et se soudent entre eux, formant ainsi une masse ovoïde de 1 μ , 5 de diamètre (7), que l'auteur nomme « limosphère » (8).

Deux ou trois corps en bâtonnets bordent la masse sans prendre part à sa formation. A ce stade, le nucléole, s'il existe encore, disparaît totalement, et le noyau est peu visible. Ce dernier demeure mal défini durant l'allongement du blépharoplaste (9). Il se colore ensuite plus vivement et continue à s'étendre le long de la périphérie de la spermatide (10).

La limosphère est sphérique ou hémisphérique. Elle porte toujours appendu un corps en bâtonnet (11) et est encore visible aux derniers stades de l'évolution du spermatozoïde (12).

Chez *Atrichum*, la spermatide a la même forme. On y retrouve une limosphère probablement dérivée du nucléole et dont le centre est protoplasmique et non vacuolaire. Un second corps ou « corps accessoire » l'accompagne (13). Le nucléole disparaît (14), et le noyau homogène s'allonge autour du cytoplasme renfermant la limosphère et le corps accessoire (15). Ces derniers forment à l'extrémité postérieure du spermatozoïde un amas fortement colorable analogue

(1) P. 307.

(2) P. 307.

(3) P. 427.

(4) P. 427.

(5) P. 428.

(6) P. 428.

(7) P. 430.

(8) P. 429.

(9) P. 432.

(10) P. 432.

(11) P. 431.

(12) P. 433.

(13) P. 435.

(14) P. 435.

(15) P. 436.

à celui décrit par GUIGNARD [1889] chez *Sphagnum* (1).

WALKER [1913] indique chez *Polytrichum formosum* des spermatides polygonales devenant vite arrondies. Leur noyau est grand et, en général, latéralement situé. Il renferme un corps nucléolaire dont la majeure partie passe dans le cytoplasme ambiant et s'y condense au voisinage du blépharoplaste sous forme de deux gouttelettes (2). Le noyau se colore alors faiblement, et ses limites sont souvent très difficiles à distinguer (3). La masse de chromatine « extruse » paraît creuse au moment où le blépharoplaste s'allonge. L'auteur la considère comme homologue du *chromatoide Nebenkörper* et de la « limosphère », bien qu'il ne l'ait jamais vue, comme WILSON, précédée de bâtonnets (4).

Le cytoplasme, jusque-là compact, se creuse de vacuoles, tandis que le noyau réapparaît vivement coloré (5). Le *Nebenkörper* est situé à son côté postérieur (6). Ce *Nebenkörper* persiste dans le spermatozoïde mûr (7).

SAPEHIN [1913a et 1913b] décrit des spermatides renfermant un plaste unique (8). Ce plaste se dirige vers le noyau en voie d'allongement et se colle à son extrémité postérieure (9). Il ne dit rien [1913b] du rôle joué dans l'édification du spermatozoïde par les chondriosomes qu'il a signalés (10) à l'intérieur des cellules spermatogènes et des spermatides.

WOODBURN [1915], chez *Mnium affine* var. *ciliaris*, reconnaît aussi une spermatide arrondie à noyau latéral (11). Le noyau devient homogène, finement granuleux, puis s'étend et perd sur une certaine étendue son contour distinct, en sorte que protoplasme et noyau paraissent étroitement associés. Sans doute y a-t-il entre elles une plus intime union de leurs substances (12). Des vacuoles et des masses colorées peuvent apparaître dans la région cytoplasmique. La région nucléaire peut, elle aussi, se vacuoliser (13). L'auteur ne

(1) P. 436.

(2) P. 123.

(3) P. 124 et fig. 29, 31.

(4) P. 124.

(5) P. 124.

(6) P. 125.

(7) P. 126.

(8) [1913a], p. 15 ; [1913b], p. 322.

(9) [1913a], p. 16.

(10) P. 323.

(11) P. 447.

(12) et (13) P. 449.

reconnait pas la constance de la limosphère ni du corps accessoire (1). La limosphère n'est autre qu'une vacuole qui disparaît graduellement. Il peut y en avoir plusieurs (2). Leur surface est recouverte par des granules peut-être d'origine nucléaire (3), et, si elles sont assez nombreuses, il en résulte une aire vacuolisée, dont une vacuole est quelquefois plus nette (4). La région cytoplasmique occupée par la ou les vacuoles forme la *vésicule*, qui disparaît graduellement. Lorsque le spermatozoïde sort, il présente une portion de surface raboteuse, reste certain de la vésicule disparue (5).

ALLEN [1917] décrit chez *Polytrichum juniperinum* une spermatide arrondie dont le nucléole, d'abord formé de masses chromosomiennes distinctes, devient ensuite plus ou moins sphérique (6). La limosphère apparaît peu après le début de l'allongement du blépharoplaste (7). L'auteur l'assimile au *chromatoïde Nebenkörper* d'IKENO [1903] et suppose qu'elle se forme par condensation d'une portion du protoplasme (8). D'abord peu colorée, elle devient ensuite plus chromophile et paraît se creuser d'une vacuole, prenant ainsi l'aspect d'une sphère creuse qui peut renfermer des granulations (9).

Lorsque le blépharoplaste a atteint les deux tiers ou les trois quarts de la circonférence, un nouveau corps dont l'auteur ignore l'origine précise se manifeste dans le cytoplasme. Il est plus petit que la limosphère, allongé ou arrondi, quelquefois au contraire accompagné d'un corps semblable, et, dans ce cas, l'un peut être envacuolé, tandis que l'autre ne l'est pas (10). L'auteur retrouve le corps ainsi défini à des périodes diverses, et notamment au début de l'allongement du noyau (11). Il l'appelle « perenosome » (12). Il ne peut préciser son rôle ni sa destinée; toutefois il pense qu'il est peut-être légitime de le rapprocher d'un autre corps quelquefois présent, prenant par le triple colorant une teinte orange,

(1) P. 449.

(2) P. 450.

(3) P. 449 et 452.

(4) P. 452.

(5) P. 452.

(6) P. 270.

(7) P. 271.

(8) P. 271.

(9) P. 271.

(10) P. 273.

(11) P. 279.

(12) P. 280.

et auquel il attribue la valeur d'un produit de désintégration (1).

Lorsque le noyau s'est allongé, la limosphère s'étrangle et donne le « corps apical » (2), qui reste au contact de l'extrémité blépharoplastique antérieure. Limosphère et corps apical s'éloignent l'un de l'autre, demeurant quelquefois unis par une fibre ou un ruban (3). Ce corps apical paraît disparaître brutalement, assez tard, et sans prendre part à la formation du spermatozoïde (4).

Plus tard, la limosphère redevient homogène et se place dans la concavité du noyau (5), dont le nucléole est visible jusqu'au dernier stade de la spermatogenèse (6). L'auteur ne peut préciser le mode de disparition du cytoplasme (7). Peut-être débute-t-il par l'accroissement de la vacuole contenant le percnosome (8). Dans tous les cas, il reste en définitive deux masses de cytoplasme, l'une antérieure qui s'efface, l'autre postérieure qui contient la limosphère et constitue la vésicule cytoplasmique des auteurs (9).

Sur le matériel vivant, on trouve à la place de cette vésicule une sphère creuse renfermant des grains animés du mouvement brownien. Ce serait la limosphère (10). Sur les préparations fixées, on ne retrouve pas cette vésicule. Peut-être a-t-elle éclaté au cours de la fixation ; peut-être correspond-elle à un corps irrégulier visible dans certains cas ; mais l'auteur ne peut rien affirmer (11).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT (12). — J'ai indiqué dans le précédent chapitre la difficulté très grande que présente l'examen du tissu spermatogène. Les cellules qui le constituent ont en

(1) P. 280.

(2) P. 274.

(3) P. 274.

(4) P. 279.

(5) P. 279.

(6) P. 276.

(7) P. 281.

(8) P. 281.

(9) P. 281.

(10) P. 283.

(11) P. 283.

(12) La plupart des recherches exposées ci-après ont été effectuées à la station biologique de Besse-en-Chandesse. Je tiens à remercier ici son directeur, M. le professeur MOREAU, de Clermont, qui a bien voulu m'y accueillir et y mettre à ma disposition les instruments et les réactifs nécessaires pour mener à bien ce travail.

effet une résistance minime due à la délicatesse de leur membrane, comme cela a constamment lieu dans les méristèmes. Aussi, quel que soit le procédé employé (dilacération, coupe à main levée, microdissection), les cellules en question, lorsqu'on les isole, sont dans un état de désorganisation qui n'en permet pas l'étude.

Les conditions d'examen de la spermatide et du spermatozoïde sont toutes différentes. La cellule, ayant cessé de se diviser, épaissit sa paroi, qui prend peu à peu une structure mucilagineuse. Ainsi, la masse spermatique acquiert une résistance plus grande en même temps qu'une consistance élastique protégeant contre l'écrasement les cellules qui la constituent. En outre, aussitôt que la paroi de l'anthéridie est rompue, cette masse spermatique s'évacue spontanément et en totalité, gardant, avec un volume plus grand dû à l'hydratation, la forme et les rapports de structure qu'elle avait dans l'anthéridie. Les membranes transparentes permettent d'ailleurs une étude parfaite des cellules qui y sont contenues. Aussi les procédés de dilacération brutale les plus ordinaires sont-ils très suffisants pour réaliser l'observation de ces derniers stades. Les techniques plus complexes n'ajoutent rien aux résultats donnés par eux.

Mnium punctatum (Pl. VIII, fig. 1 à 9 et 12 et 15). — L'examen vital sans coloration permet de reconnaître trois stades bien tranchés et dont la chronologie n'est pas douteuse. Le premier correspond à des spermatides déjà arrondies et dans lesquelles peuvent simplement se reconnaître des cavités arrondies qu'il est naturel, pour l'instant, de rapporter au vacuome.

A un stade ultérieur, l'aspect général a peu changé, mais au sein de la spermatide un petit nombre de grains minimes animés d'un mouvement moléculaire très vif se déplacent dans une aire strictement limitée correspondant à une cavité creusée dans le cytoplasme. Cette vésicule (qui, comme nous le verrons plus loin, n'est pas une vacuole) se retrouve, avec des dimensions un peu plus réduites, annexée au spermatozoïde mûr qui l'entraîne dans son mouvement. Elle lui est donc adhérente. Néanmoins, les grains qui y sont

contenus conservent leur indépendance et leur individualité et continuent de s'y mouvoir.

Le sérum isotonique (1) ralentit les mouvements des spermatozoïdes qui finissent par s'immobiliser. Il en est de même pour les grains. Ceux-ci se condensent en une masse irrégulière occupant l'emplacement de la vésicule qui les renfermait et qui s'est vraisemblablement vidée par exosmose de son contenu liquide.

Par la liqueur iodo-iodurée, l'aspect du premier stade décrit change peu. Cependant le cytoplasme, coloré en chamois clair, met en évidence de façon plus précise les cavités dont il est creusé, et, dans sa substance même, apparaissent des granulations plus foncées semblant plutôt résulter de la désorganisation protoplasmique due à l'iode que préexister dans la cellule. Le noyau, plus coloré que le reste du cytoplasme, est très visible dans ce premier stade. Il est homogène, déjeté latéralement et réniforme (Pl. VIII, fig. 12, 13).

Dans les stades suivants, les grains mobiles se condensent, s'immobilisent et prennent une teinte noire témoignant de leur nature amylacée (Pl. VIII, fig. 14, 15). Il est intéressant, dans ce cas, et d'ailleurs facile, de suivre l'action progressive de l'iode. La préparation étant primitivement montée dans l'eau et mise au point, il suffit d'instiller entre lame et lamelle la liqueur iodo-iodurée, qui remplace peu à peu le milieu primitif absorbé d'autre part au moyen d'un morceau de papier buvard. On voit alors les spermatozoïdes s'immobiliser et leur spirale se teindre en jaune, tandis que la vésicule où se mouvaient les grains d'amidon se contracte et se vide de son contenu liquide. C'est à cette contraction qu'est due l'immobilisation passive des grains amylacés maintenant noyés dans une masse jaune correspondant à la substance condensée d'un amyloplaste d'abord vésiculisé.

L'examen par le rouge neutre met en évidence quelques faits nouveaux. Il colore en effet, parmi les éléments corres-

(1) Je conserve le nom d'isotonique à la solution de NaCl à 7,5 p. 1 000. Mais il ne faut pas oublier que les spermatozoïdes de Moussees évoluent normalement dans l'eau de pluie. Le sérum « isotonique » est donc en réalité hypertonique par rapport à leur milieu vital.

pendant au premier stade, une masse homogène et hyaline assez régulière située dans un protoplasme granuleux creusé de cavités sphériques (Pl. VIII, fig. 1-4). Cette masse se colore très rapidement même dans les dilutions faibles de colorant. Elle se colore également lorsque l'on remplace le rouge neutre dissous dans l'eau par du rouge neutre dissous au moment de l'emploi dans le sérum salé, ce qui prouve bien que la coloration n'est pas un fait physique (osmotique), mais plutôt un fait d'ordre chimique correspondant à la combinaison de deux substances affines. Il est intéressant de noter que, dans ce dernier cas, le corps légèrement contracté présente à l'examen un aspect mûriforme (Pl. VIII, fig. 5).

Plus tard, cette masse disparaît totalement et définitivement avant la mise en liberté du spermatozoïde et avec une brutalité telle qu'il est impossible d'en suivre les modalités. Dans un seul cas, j'ai pu observer quelques granulations colorées en rouge et situées à la place normalement occupée par le corps en question (Pl. VIII, fig. 6). Mais il s'agissait alors d'une préparation montée dans le sérum salé, et il était difficile d'affirmer que cette fragmentation réalisait le processus normal de résorption de ce corps. L'aspect mûriforme déjà noté chez lui peut, en effet, suggérer qu'une contraction osmotique plus marquée aboutit à sa division en éléments sphériques nombreux.

Le spermatozoïde adulte ne présente plus aucune affinité pour le rouge neutre. Aucune structure ne s'y colore, quelle que soit la durée de l'immersion dans le colorant, et les images du spermatozoïde observé dans ces conditions sont identiques à celles données par le simple examen dans l'eau pure (Pl. VIII, fig. 7, 9). On retrouve avec ses caractères la vésicule amylofère ainsi que les grains qui y sont contenus, et sa présence succède à la disparition du corps érythrophile avec une régularité qui pourrait en imposer pour une relation génétique directe entre ces deux formations. Mais une recherche soignée permet de trouver des stades où elles existent côte à côte (Pl. VIII, fig. 5). La rareté de tels aspects est simplement un témoignage du peu de durée des faits qu'ils traduisent et de la rapidité avec laquelle apparaissent

et disparaissent presque au même moment les structures considérées.

Mnium affine (Pl. VIII, fig. 10, 11). — Le spermatozoïde adulte présente, comme dans l'espèce précédente, une masse amy lacée située vers le milieu de son bord concave. Ayant pu disposer d'une petite quantité de vert Janus de Höchst en solution isotonique, j'en ai étudié l'action sur la vésicule amy lifère. Ainsi que l'on pouvait s'y attendre, celle-ci se contracte. De plus, elle se colore en vert bleuté. C'est là une preuve nouvelle de sa valeur mitochondriale. Non loin de cette vésicule, se retrouve à peu près constamment une vacuole plus exactement délimitée que les autres. Je n'ai pas eu, faute de matériel, la possibilité de contrôler l'action du rouge neutre à son égard. Cependant, sa situation et sa constance suggèrent un rapprochement avec le corps érythro- phile observé chez *Mnium punctatum*. Bien que, chez cette dernière espèce, ce corps disparaisse généralement à un stade antérieur, il n'est pas impossible qu'il s'agisse ici de lui. Comme nous allons en effet le voir, il persiste bien plus longtemps chez *Polytrichum formosum*.

Polytrichum formosum (Pl. VIII, fig. 16-22). — Les images observées ici sont assez exactement semblables à celles que je viens de décrire chez *Mnium punctatum*. Cependant, quelques différences interviennent.

La spermatide, observée dans l'eau pure, présente encore un cytoplasme vésiculeux, et le spermatozoïde qui lui succède est encore accompagné de grains d'amidon mobiles dans une cavité sphérique. L'eau iodée, ici encore, immobilise et colore ces grains. On peut alors reconnaître que la masse amy lacée résultant de leur condensation n'est pas située, comme chez *Mnium spinosum*, aux environs de la région moyenne du spermatozoïde, mais est plus proche d'une extrémité, qui est de toute évidence l'extrémité postérieure. Il est également intéressant de noter que la structure de cette masse est exactement superposable à celle des chloroplastes présents dans les cellules voisines.

Le rouge neutre met en évidence dans la spermatide, au moment où elle vient de s'arrondir, un corps très colorable

analogue à celui que j'ai signalé chez *Mnium punctatum*. C'est une masse plastique d'aspect irrégulier, toujours déjetée latéralement et comprimée par les vésicules incolores entre lesquelles elle s'insinue (Pl. VIII, fig. 16-18). Les étranglements résultant de cette compression peuvent s'accroître, et c'est sans doute à cela qu'est dû le morcellement de la masse. Quelle que soit sa cause, cette fragmentation est assez fréquente. Elle se traduit par la présence dans la spermatide d'un nombre plus grand d'éléments identiques, toujours latéraux, mais de dimensions moindres (Pl. VIII, fig. 19).

Lorsque la vésicule amylofère fait son apparition, les éléments érythrophiles commencent à régresser. On peut encore, à ce stade, trouver une masse unique. Elle est alors étroite, peu turgescente, et comme aplatie entre les vacuoles qui l'entourent (Pl. VIII, fig. 20). Mais on observe plus fréquemment des grains multiples, irréguliers et de dimensions réduites. Ces grains disparaissent progressivement ; mais la disparition définitive de ces éléments est sensiblement plus tardive que chez *Mnium affine*. On les retrouve en effet quelquefois annexés au corps du spermatozoïde adulte. Ils sont alors alignés le long du bord concave de ce dernier (Pl. VIII, fig. 21).

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Mnium spinosum* (Pl. V, fig. 11 et 12 ; Pl. VI, fig. 4 à 11). — La spermatide sitôt formée s'arrondit et présente un aspect assez régulièrement ovoïde (Pl. VI, fig. 4 et 6). Son noyau, devenu parfaitement homogène, est latéral. Il est coloré en vert comme le protoplasme, mais ce dernier est plus pâle et creusé d'une ou plusieurs vacuoles. On retrouve des grains mitochondriaux qui, eux aussi, sont groupés latéralement. Ils sont peu nombreux mais gros et dépassent souvent 1 μ de diamètre. Ces dimensions, deux ou trois fois supérieures à celles des grains décrits précédemment, sont peut-être dues à un accroissement individuel de chaque grain. Peut-être chaque grain résulte-t-il de la fusion de plusieurs grains préexistants, ce qui serait en quelque sorte l'indication précoce du

phénomène qui réunira plus tard toutes les mitochondries en une masse confuse.

L'allongement progressif du noyau se suit mal. Les premiers stades notés (Pl. VI, fig. 5 et 7) indiquent une dépression appliquant ce noyau contre la paroi cellulaire et lui donnant de profil l'aspect d'un haricot. Mais peu après le noyau s'efface et le contenu cellulaire paraît s'homogénéiser (Pl. VI, fig. 8), sauf en ce qui concerne le matériel fuchsinophile, qui demeure parfaitement individualisé.

Lorsque le noyau redevient visible, il est toujours uniformément coloré en vert, mais il a déjà son aspect arqué et s'appuie contre la surface de la sphère cellulaire au niveau d'un grand cercle (Pl. VI, fig. 9). Il s'allonge alors peu à peu sans changer notablement de structure et cesse de s'accroître lorsqu'il réalise à peu près exactement un tour de spire (Pl. VI, fig. 10 et 11).

Pendant que le noyau subit ces modifications, le matériel mitochondrial évolue aussi. Avant l'effacement du noyau et au moment où celui-ci commence à se mouler contre la paroi, les grains encore individualisés, mais déjà déjetés latéralement, se portent à l'une des extrémités nucléaires et s'y condensent en une masse assez régulière, où il devient impossible de reconnaître les granulations initiales (Pl. VI, fig. 5 à 7). Ce corps mitochondrial se prolonge le long du bord interne du noyau en un appendice filiforme irrégulier, plus ou moins en rapport avec les quelques éléments fuchsinophiles encore présents dans le protoplasme (Pl. VI, fig. 7). Ces derniers s'insinuent entre les vacuoles, et, s'étirant le long de leurs parois, apparaissent comme un réseau ténu (Pl. VI, fig. 5), qui s'efface peu à peu, en sorte que le corps mitochondrial et son appendice résument tout le chondriome de la spermatide. C'est à ce moment que le noyau devient indistinct.

L'appendice du corps mitochondrial sécrète alors un grain d'amidon (Pl. VI, fig. 8), qui, si l'on en juge par ses dimensions à peu près constamment égales, doit se développer très rapidement. Ce grain occupe l'extrémité libre de l'appendice, et le corps mitochondrial dans son ensemble présente alors une portion céphalique d'aspect plus ou moins triangulaire,

souvent en rapport avec la périphérie, une portion moyenne et une portion amyliifère dont la structure est entièrement superposable à celle d'un amyloplaste. Ce grain d'amidon apparaît constamment au centre de la spermatide. On peut en conclure qu'il plonge au sein de la cellule, suspendu au corps mitochondrial plus voisin de la surface, par l'appendice prolongeant ce dernier.

Lorsque le noyau réapparaît, le grain d'amidon se résorbe presque aussi rapidement qu'il est apparu. On ne le retrouve que rarement, et il est alors situé dans la concavité de l'arc nucléaire (Pl. VI, fig. 9). Le plus souvent, il a déjà disparu, et le corps mitochondrial, s'étirant en même temps que le noyau, en enveloppe l'extrémité à la façon d'un capuchon descendant davantage le long du bord interne de ce dernier. Cette asymétrie s'atténue d'ailleurs peu à peu et, en fin d'évolution, le corps mitochondrial coiffe l'une des extrémités du spermatozoïde et se prolonge en une pointe aiguë dont la région centrale paraît généralement moins dense (Pl. VI, fig. 10 et 11).

Le protoplasme se retrouve dans l'arc formé par le spermatozoïde avec les caractères précédemment décrits. Il renferme des vacuoles relativement volumineuses et, dans certains cas, de minuscules et rares grains fuchsinophiles (Pl. VI, fig. 9 à 11).

Le capuchon mitochondrial ne paraît pas adhérer exactement au noyau. On reconnaît en effet à peu près constamment une solution de continuité entre le bord convexe du second et la région correspondante du premier (Pl. VI, fig. 9). On peut en déduire l'existence à ce niveau d'une couche de protoplasme. Cette couche protoplasmique s'étend vraisemblablement sur le spermatozoïde tout entier et enveloppe les éléments nucléaires et cytoplasmiques, qu'elle sépare ainsi l'un de l'autre.

L'étude des préparations traitées par la fuchsine acide ne permet pas de dire si le capuchon mitochondrial est antérieur ou postérieur. Les cils, caractérisant l'extrémité antérieure, sont en effet invisibles par ce procédé. La technique à l'hématoxyline phosphotungstique de MALLORY les met au contraire

en évidence d'une façon parfaite et permet, malgré son peu d'électivité pour le chondriome, d'affirmer le groupement postérieur de ce dernier (Pl. V, fig. 11 et 12). C'était là d'ailleurs un fait à prévoir, puisque la vésicule amylofère qui en dépend est, comme l'indiqua le premier GUIGNARD [1889], postérieurement située sur le bord interne du spermatozoïde.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CAJAL). — *Mnium affine*

(fig. III, Pl. IX, fig. 18 et 19). — La méthode de CAJAL, systématiquement appliquée à tous les organes des Mousses, ne m'a donné que dans le cas présent des résultats positifs et vraiment incontestables. Encore dois-je noter qu'ils sont relativement inconstants, ce qui paraît tenir à l'état physiologique de l'objet étudié, état variable au plus haut degré chez les Mousses.

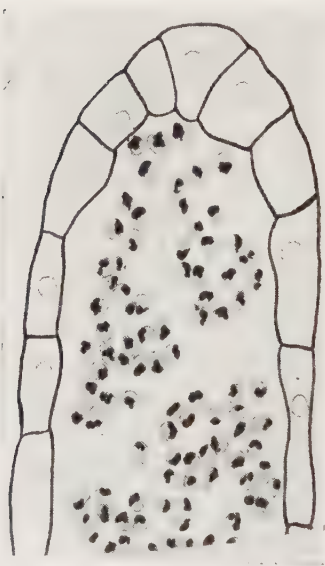


Fig. III. — Extrémité supérieure d'une anthéridie de *Mnium affine* (technique de Cajal au formol-urane).

Aussi ne faut-il pas s'étonner si deux anthéridies voisines, apparemment de même âge et de même structure, ne s'imprègnent pas également. Mais, dans tous les cas, lorsqu'une imprégnation se produit chez l'une d'elles, elle intéresse l'organe tout entier

et se manifeste de façon identique dans chacune des cellules qu'il contient (fig. III).

C'est à un moment précis et toujours le même de l'évolution du spermatozoïde que l'appareil de Golgi (je maintiens provisoirement ce nom à cette structure argentaffine) fait son apparition. La spermatide est alors arrondie. Elle paraît contractée, généralement homogène, et est colorée en brun clair. Assez souvent, cependant, elle présente dans sa masse un corps mitochondrial amylofère dont la coque est colorée en brun jaune plus foncé que le cytoplasme environnant.

La présence de cet amyloplaste, dont j'ai montré ailleurs l'apparition fugace, précise autant qu'on puisse le désirer l'âge de la spermatide qui le contient. C'est, si l'on s'en souvient, à cet instant précis qu'apparaît dans la spermatide étudiée vitalement le corps colorable par le rouge neutre décrit dans le premier article de ce paragraphe. La concordance chronologique existant entre cette formation et le corps de Golgi amène à les assimiler l'un à l'autre. Ils sont d'ailleurs morphologiquement peu différents.

Le corps de Golgi, au stade considéré, est assez volumineux. Il est coloré en noir intense et formé d'un réseau trapu de filaments variqueux souvent fusionnés en une seule masse. Notons en passant que c'est à peu près l'aspect présenté par le corps érythrophile, lorsque l'examen vital est réalisé dans une solution hypertonique.

Malgré de patientes recherches, il m'a été tout à fait impossible de préciser le mode de formation de ce réseau. Tout ce que je peux affirmer, c'est que, dans l'anthéridie jeune et dans les stades qui précèdent celui que je viens de décrire, on ne peut mettre en évidence aucun élément colorable par la méthode uranique, si ce n'est quelques grains de petites dimensions. Il en est de même après la transformation de la spermatide en spermatozoïde. A ce moment, quelques grains isolés paraissent se répartir le long du spermatozoïde, auquel ils donnent un aspect légèrement irrégulier. Mais ni dans ce cas ni dans l'autre je n'ai pu préciser de lien génétique entre ces grains et le réseau que j'ai décrit tout à l'heure ; il n'y a peut-être pas lieu de les considérer comme dérivant les uns des autres.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS (1).

Les faits mis en évidence dans ce chapitre apportent

(1) La rédaction du présent mémoire était achevée lorsque m'est parvenue une note de R. H. BOWEN [1927] sur le même sujet. Les nombreuses idées personnelles que l'auteur y expose méritent une discussion toute particulière, que je n'ai plus le loisir d'entreprendre ici. Je dois donc, pour l'instant, me contenter de signaler cet ouvrage, sur lequel j'aurai sans doute l'occasion de revenir plus tard.

quelques éclaircissements à l'histoire de la spermatogenèse chez les Mousses et simplifient singulièrement l'idée que l'on pouvait s'en faire d'après les nombreux travaux dont elle avait été l'objet.

La spermatide telle que nous l'a montrée le précédent chapitre est, au début de son évolution, une cellule à peu près cubique présentant un noyau central sans nucléole et renfermant côte à côte quelques vacuoles et un petit nombre de mitochondries.

Cette cellule ne tarde pas à s'arrondir. Elle abandonne ainsi partiellement la cavité cubique primitivement occupée par elle, mais il ne s'ensuit aucun vide. La membrane intercellulaire s'accroît en effet synchroniquement et comble les espaces abandonnés par la spermatide. L'augmentation de volume de cette membrane n'est pas un simple phénomène de juxtaposition. Il ne s'agit pas davantage de la transformation chimique et du gonflement d'une paroi préexistante. Il y a en réalité une élaboration *in situ* de substance néo-formée.

La spermatide arrondie est peu différente de ce qu'elle était au moment de sa formation. Le noyau parfaitement homogène est devenu latéral. Les vacuoles persistent. Les mitochondries se retrouvent moins nombreuses et plus grosses. Cette diminution en nombre et cette augmentation en volume sont sans doute le résultat d'un fusionnement partiel préluant à la condensation totale du chondriome qui s'effectue peu après. Le corps mitochondrial qui en résulte est situé à l'extrémité postérieure du noyau, qu'il coiffe et accompagne dans son allongement. Le capuchon ainsi formé élabore de bonne heure au niveau du bord interne du noyau une masse amylacée se résorbant ensuite et pouvant disparaître plus ou moins complètement avant la mise en liberté du spermatozoïde. Elle peut néanmoins subsister, et, dans ce cas, le spermatozoïde présente, au moment de son évacuation, une vésicule distendue qui n'est autre que l'amyloplaste et qui renferme, en effet, quelques grains d'amidon mobiles que l'iode colore en noir.

Ce corps mitochondrial, dont la genèse et l'évolution sont

pourtant bien simples, n'a été compris par aucun des chercheurs qui en ont tenté l'interprétation. La conception exacte de sa valeur était en effet impossible, puisqu'ils méconnaissaient tous l'existence d'un chondriome dans le protoplasme de la spermatide.

Le phénomène n'était pourtant pas inattendu ni étonnant. La fusion en une masse homogène de mitochondries granuleuses, d'abord indépendantes, était bien et depuis longtemps connue dans la spermatogenèse animale.

VON LA VALETTE SAINT-GEORGE [1885] avait le premier reconnu dans la spermatide de *Bombinator igneus* des granulations (1) parsemant le protoplasme fondamental hyalin (2). Il les nomma en 1886 *microsomes* (3) et remarqua qu'elles formaient par leur réunion une masse homogène (4) déjà décrite (5) et dessinée (6) par lui, chez les Insectes et les Gastéropodes, en 1867. BÜTSCHLI [1871] retrouva cette structure chez les Insectes et les Crustacés et l'appela *Nebenkern* (7). C'est ce même *Nebenkern* dont MEVES [1900] admit la nature mitochondriale (8), et auquel il attribua pour cette raison le nom plus précis de *Mitochondrienkörper* (9).

Depuis lors, cette condensation des chondriosomes en un corps mitochondrial a été retrouvée chez la plupart des Invertébrés (10).

Il est vrai que, dans le cas des Mousses, ce corps mitochondrial est, au moins partiellement, élaborateur d'amidon, alors que rien d'analogue ne se rencontre chez les animaux (11). Mais l'amylogénèse est liée à la vie autotrophe et

(1) P. 583.

(2) P. 582.

(3) P. 6-7.

(4) P. 7.

(5) P. 271.

(6) Taf. XIV, fig. 8 à 11.

(7) P. 411.

(8) P. 555.

(9) P. 585.

(10) Il serait sans intérêt d'énumérer ici les nombreuses espèces animales où ce phénomène a été décrit. On trouvera d'abondants documents à ce sujet dans les travaux de MEVES [1901], HENNEGUY [1904], DUESBERG [1910], FAURÉ-FRÉMIET [1910].

(11) La seule observation zoologique qui puisse s'en rapprocher est celle d'ARNOLD [1908]. Il reconnaît dans les cellules cartilagineuses de la Grenouille un groupement paranucléaire des mitochondries (p. 362), qu'il homologue à un corps mitochondrial (p. 363), et il décèle à ce niveau une accumulation de glycogène (p. 364). Mais l'analogie est trop superficielle pour qu'on puisse en tirer de solides conclusions.

ne se retrouve par conséquent jamais dans le règne animal. Le corps mitochondrial participe évidemment de la nature des éléments qui l'ont formé. A partir d'un chondriome hétérotrophe ne pourra se constituer qu'un corps mitochondrial non amylofère. Au contraire, à partir d'un chondriome autotrophe, le corps mitochondrial formé pourra sécréter de l'amidon.

Sous cette réserve, les images vues chez les Mousses rentrent dans le cadre très général d'une interprétation d'autant plus vraisemblable qu'elle est en accord parfait avec les descriptions fournies par les auteurs qui, depuis ARENS, se livrèrent sur ce sujet à des investigations systématiques. L'impression qui se dégage de l'ensemble de leurs travaux est, il est vrai, assez nébuleuse, et les opinions exposées paraissent *a priori* contradictoires. Elles concordent cependant sur un point. Toutes indiquent à un moment donné l'apparition d'un corps sphérique ou ovoïde devenant creux puis disparaissant. Mais les interprétations en sont diverses.

Pour ARENS et DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, c'est un *Nebenkörper*. Pour WILSON, c'est un organe *sui generis* : la « limosphère ». Pour WALKER et ALLEN, ces deux interprétations s'équivalent. Pour WOODBURN, c'est une vacuole. Enfin, pour SAPEHIN, c'est un plaste.

Pour ARENS et ALLEN, il naît *de novo*. Pour DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, WILSON et WALKER, il est dû à une « extrusion » de chromatine hors du noyau. Pour WOODBURN, il a l'origine de toute vacuole. Pour SAPEHIN (ce fut là son erreur la plus grave), il dérive de plastes préexistants.

Pour ARENS, DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN et WOODBURN, il disparaît avant l'émission du spermatozoïde. Pour WILSON, WALKER et SAPEHIN, il se retrouve annexé au spermatozoïde mûr. ALLEN est de l'avis des premiers en ce qui concerne le matériel fixé et de l'avis des seconds en ce qui concerne le matériel examiné vitalement.

Or toutes ces indications, se contredisant apparemment l'une l'autre, s'expliquent aisément d'après mes propres recherches. Si l'on veut bien se rappeler que les mitochondries, éminemment fragiles, sont généralement détruites par les

fixateurs ordinaires, alors que les corps mitochondriaux et les plastes plus volumineux et plus résistants ne le sont pas, on comprendra comment ARENS et ALLEN admirent pour la structure en question une formation *de novo*.

Mais les fixateurs non mitochondriaux ne détruisent pas nécessairement les mitochondries de façon absolue. Souvent elles subsistent, quoique déformées, et se colorent par les méthodes ordinaires. Ainsi s'expliquent les bâtonnets irréguliers vus par WILSON à l'origine de la limosphère. Enfin le morcellement et la disparition du nucléole réalisé pendant les dernières générations spermatogènes aident à comprendre pourquoi ALLEN comme WILSON invoquèrent pour le corps mitochondrial une origine nucléaire ; c'était là une erreur d'autant plus facile à commettre que les mitochondries prennent volontiers les colorants nucléaires et ne s'en déchargent que par une différenciation très poussée.

Quelles que soient d'ailleurs les interprétations proposées, toutes concordent pour admettre l'apparition d'une cavité dans le corps mitochondrial. Mais ici encore la signification de ce phénomène fut méconnue. ALLEN, qui vit sur le vivant les grains d'amidon élaborés se mouvoir dans la limosphère vésiculisée, n'eut pas l'idée de faire agir sur eux l'eau iodée et ne reconnut pas leur valeur. Aussi donna-t-il des conclusions inexactes, alors qu'une observation plus complète lui aurait permis d'assimiler cette limosphère à la masse amylacée décrite trente ans avant lui par GUIGNARD. Seul SAPEHIN, guidé par une idée qui ailleurs lui fut néfaste, interpréta assez correctement la valeur de ce corps (1), dont la disparition plus ou moins hâtive prêta aussi à la discussion.

En fait, la masse amylacée peut être consommée avant l'émission du spermatozoïde ou persister jusqu'au moment où il est libéré. Toutes les opinions sont donc acceptables. Je ne pense pas qu'il faille considérer ce phénomène comme spécifique et caractéristique du végétal où il a été décrit. Il est, à mon avis, plus probable que la disparition plus ou

(1) Il ne s'agit pas, en réalité, d'un plaste vrai. Son origine différente et sa fragilité, traduite par une vésiculation rapide au contact de l'eau, en font une structure différente malgré de nombreux points de ressemblance.

moins précoce de la masse amylacée dépend des conditions physiologiques où se trouve le végétal. L'émission des spermatozoïdes est sous la dépendance d'une ambiance favorable, et la réserve d'amidon pourrait bien jouer un rôle pendant la période qui sépare la maturité du spermatozoïde de son émission. Ce qui est certain, c'est que, lorsque le spermatozoïde est observé dans l'eau de pluie, le corps mitochondrial se vésiculise et éclate, mettant en liberté les grains d'amidon qui y sont contenus. Il est donc impossible de leur attribuer la valeur d'une réserve nutritive utilisée par le spermatozoïde isolé durant son trajet de l'anthéridie vers l'archégone. C'est avant l'émission spermatique, durant la période s'écoulant entre la maturité de l'élément mâle et l'apparition de conditions atmosphériques favorables à la fécondation, que ce corps peut jouer un rôle dans le métabolisme de la cellule à laquelle il est annexé. Si l'émission spermatique est précoce, le spermatozoïde entraîne avec lui quelques grains d'amidon. C'est là ce qui se passe en général dans l'examen vital du contenu anthéridien. L'observateur réalise, pour ainsi dire, un *accouchement prématuré*. Aussi tous les chercheurs ayant utilisé cette méthode ont-ils décrit une vésicule renfermant des grains animés d'un mouvement moléculaire très vif. Si, au contraire, le spermatozoïde est retenu un temps plus long dans l'anthéridie, il y utilise sa réserve amylacée et s'en débarrasse totalement avant sa sortie. Il est d'ailleurs possible que d'autres facteurs jouent aussi un rôle dans la disparition plus ou moins rapide de cette masse amylacée.

Le noyau subit peu de changements. Il faut noter cependant qu'à un moment donné il est impossible de le reconnaître dans la cellule qui le contient. Dans les préparations obtenues par la méthode de REGAUD, la spermatide paraît alors (le corps mitochondrial mis à part) entièrement homogène. Cette homogénéisation est moins évidente sur le vivant. Les vacuoles, fortement turgescentes, donnent en effet à la spermatide un aspect structuré. Mais, s'il est vrai que, par toutes les méthodes employées, il est facile de reconnaître dans les premiers stades un noyau latéral réniforme, et dans les derniers stades un spermatozoïde en spirale nette-

ment indiqué, les formes nucléaires intermédiaires sont difficiles à saisir. Le noyau, s'il existe, se voit mal dans les stades moyens.

Ce fait sur lequel j'insiste paraît avoir été reconnu par de nombreux chercheurs. Ceux mêmes qui, comme ARENS, n'en parlent pas nommément, le figurent (1), et c'est toujours à un même stade de l'évolution de la spermatide que ce phénomène se produit.

WILSON, au moment où la limosphère se manifeste et WALKER, au moment où le corps chromatique apparaît dans le protoplasme, indiquent que le noyau est peu colorable et mal défini.

WOODBURN va plus loin. Il décrit un noyau dont le contour devient peu à peu imprécis, et il admet un échange de substances entre les régions nucléaires et protoplasmiques étroitement associées.

Cette concordance entre des descriptions par ailleurs divergentes laisse présumer qu'il ne s'agit pas ici d'un phénomène purement fortuit. Mais l'interprétation en est délicate. Faut-il admettre, comme le suggère WOODBURN, une fusion du noyau et du protoplasme? On a quelque peine à s'y résoudre et à supposer que le noyau, d'abord bien individualisé, diffuse dans la cellule pour se concrétiser ensuite sous une forme ne différant de la forme primitive que par une longueur plus grande.

On connaît, il est vrai, dans la spermatogenèse animale, des phénomènes de disparition nucléaire. Mais il s'agit toujours, en pareil cas, de spermatozoïdes apyrènes (2), dans lesquels le noyau dégénère de façon définitive et absolue. A proprement parler, il n'y a pas alors diffusion nucléaire mais caryolyse. Il s'agit d'un phénomène pathologique aboutissant à la constitution de spermatozoïdes anormaux qui ne remplissent vraisemblablement aucun rôle dans la fécondation. Les spermatozoïdes eupyènes développés dans le même temps ne sont pas dépourvus de noyau. Ce dernier se retrouve dans tous les éléments de la lignée spermatique normale et ne disparaît à aucun moment.

(1) ARENS (fig. 11).

(2) COWDRY [1924], p. 551 ; E.-B. WILSON [1925], p. 302-303.

Il paraît donc bien aventureux d'admettre le fait d'une diffusion nucléaire avant que des recherches portant plus spécialement sur ce point soient effectuées. Il est sans doute plus logique, pour l'instant, de supposer que le noyau, comme la spermatide elle-même, traverse une période critique augmentant sa fragilité vis-à-vis des réactifs. Cette période marque d'ailleurs, d'une façon indéniable, une différenciation notable du noyau. Et s'il est vrai, sans doute, que ce dernier ne régresse pas jusqu'à réaliser un type cellulaire sans noyau figuré, analogue à celui des Bactéries ou des Cyanophycées, il n'en reste pas moins qu'à un moment donné le noyau s'offre, comme la cellule qui le renferme, avec une structure notablement simplifiée. Il en est d'autant plus malléable et, par conséquent aussi, plus susceptible d'évoluer dans un sens nouveau.

Dans tous les cas, et quel que soit le processus évolutif réalisé, le corps du spermatozoïde adulte présente un aspect identique à celui du noyau de la spermatide jeune. Leur coloration identique et leur structure également homogène viennent à l'appui de l'idée, actuellement admise, d'une identité entre ces deux éléments. Cependant, le premier paraît plus dense.

La période de crise cellulaire accompagnant la transformation de la spermatide en spermatozoïde ne se traduit pas uniquement par un remaniement des éléments nucléaires et mitochondriaux. Elle est également caractérisée par quelques modifications intéressant le vacuome. Un corps érythrophile irrégulier, insinué entre les autres éléments figurés de la cellule, est présent dans la spermatide jeune. Il dérive vraisemblablement de la lignée vacuolaire, dont les éléments sont facilement colorés dans la cellule initiale anthéridienne. Il s'imprègne par les méthodes argentiques. Il est alors d'un noir très franc et a un aspect variqueux et contracté. Sa disparition est rapide. Elle se produit pendant ou peu après l'élaboration de la masse amylacée par le corps mitochondrial. Elle est plus ou moins lente, mais toujours achevée avant l'évacuation du spermatozoïde.

La valeur d'un pareil corps paraît aisée à préciser. La faci-

lité avec laquelle le rouge neutre le colore le rapproche du vacuome, tandis que son imprégnation par l'argent tend à en faire un appareil réticulaire interne.

Cela n'est pas pour surprendre. BENSLEY [1910] puis GUILLIERMOND et MANGENOT [1922] avaient émis l'hypothèse, magistralement vérifiée par GUILLIERMOND en 1927, d'une identité entre l'appareil de Golgi et le vacuome. Mais ici les choses se compliquent. Dans la spermatide des Mousses, en effet, à côté de ce corps vacuolaire, se reconnaissent des vésicules que le rouge neutre ne colore pas. Leur interprétation est délicate.

Si les vésicules érythrophiles et érythrophobes rentrent les unes et les autres dans le cadre du vacuome normal, on est obligé d'admettre, au moins à un moment donné, l'existence de deux variétés de vacuoles, distinctes sinon par leur origine, du moins par leur contenu. Le schéma évolutif du vacuome de la spermatide pourrait alors être envisagé de la façon suivante : la cellule emmagasine, à un moment donné, dans certaines vacuoles seulement, une substance érythrophile et argentophile qui est peu après reprise et utilisée par la cellule. Ainsi s'expliquerait l'apparition et la disparition des éléments décrits. Malheureusement, l'ignorance où nous sommes du comportement des vacuoles du tissu spermatogène vis-à-vis du rouge neutre empêche d'affirmer absolument que la série érythrophobe est précisément celle qui se retrouve dans les cellules constituant ce tissu. De plus, cette hypothèse amène à considérer les formations argentophiles connues sous le nom d'appareil de Golgi, non plus comme le vacuome total de la cellule, mais comme la seule portion de ce vacuome différenciée dans le sens de l'accumulation de la substance érythrophile qu'y décèle le rouge neutre. Aussi, si l'on admet que l'appareil de Golgi est représenté par le vacuome total de la cellule, on en vient nécessairement à admettre aussi que le corps érythrophile seul représente le vacuome de la spermatide. Les autres vésicules seraient alors des vésicules pathologiques formées dans un cytoplasme en voie de désorganisation et qui va bientôt disparaître. Cette tendance à la vésiculisation est

d'ailleurs d'autant plus aisée à admettre qu'elle se manifeste aussi, et au même moment, dans le corps mitochondrial. Ainsi, d'après cette hypothèse, les vacuoles vraies, caractérisées par leur érythro et leur argentophilie, régresseraient peu à peu et disparaîtraient avant la maturité du spermatozoïde, ce qui est en parfait accord avec les observations réalisées dans la spermatide elle-même. Notons d'ailleurs que l'érythrophilie des vacuoles du tissu spermatogène, dont dérivent celles de la spermatide, est probable bien que sans doute moins marquée. C'est là un fait que traduit l'imprégnation argentique. Le tissu spermatogène ne présente en effet, nous l'avons déjà noté, rien qui ressemble au corps érythrophile de la spermatide. Mais, si l'on note la faible vacuolisation des cellules qui le constituent, on peut admettre que le faible dépôt d'argent réduit qui en résulte correspond précisément aux grains minuscules et peu abondants qui y ont été décrits.

Ainsi, faisant abstraction des vésicules que le rouge neutre ne colore pas, le vacuome de la spermatide se trouve réduit à un corps irrégulier généralement unique, fortement érythrophile et imprégnable par l'argent, qui disparaît sans laisser apparemment de traces, avant la maturité du spermatozoïde. C'est là, comme on va le voir, un fait morphologique d'une importance extrême.

Le spermatozoïde des Mousses reproduit en effet dans ses grandes lignes la structure schématique du spermatozoïde animal. C'est, dans les deux cas, une cellule à peu près réduite à un noyau homogène, mue par un ou plusieurs flagelles, et traînant à sa suite un corps mitochondrial plus ou moins abondant. Cependant, le parallélisme n'est pas absolument exact, puisque le spermatozoïde animal est coiffé d'un *corps apical* ou *acrosome* qui ne se retrouve pas chez les Mousses. Or, la comparaison des stades antérieurs justifie une homologie que l'examen du spermatozoïde adulte n'aurait pas permis d'affirmer.

La spermatide des Mousses se superpose exactement aux spermatides décrites chez les animaux par maints auteurs. Je n'en retiendrai que quatre exemples. MEVES [1901], chez

Pygæra, décrit (1) une spermatide contenant un noyau, un corps mitochondrial et un idiosome (fig. IV, *b*). BONNEVIE [1904] décrit (2) chez *Enteroxenos* une spermatide contenant un^e noyau, un amas mitochondrial et une *centrothèque* (fig. IV, *c*). DUESBERG [1910] décrit (3) chez *Blaps* une spermatide contenant un noyau, un corps mitochondrial et un élément hyalin comparable à une vacuole idiosomique, mais dont il n'a suivi ni la genèse ni la destinée (fig. IV, *d*).

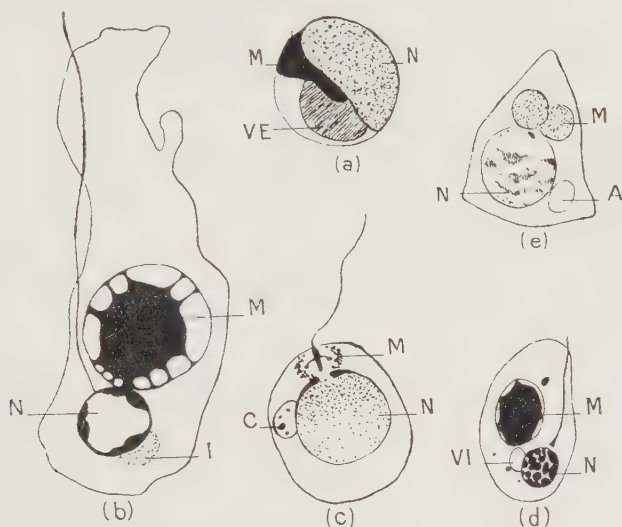


Fig. IV. — *a*, spermatide de Mousse (demi-schématique); *b*, spermatide de *Pygæra* (d'après Meves [1901], fig. 18, *b*); *c*, spermatide d'*Enteroxenos* (d'après Bonnevie [1904], fig. 3); *d*, spermatide de *Blaps* (d'après Duesberg [1910], Pl. III, fig. 12); *e*, spermatide de *Pentatoma* (d'après Wilson [1925], fig. 178, *g*).

N, noyau; M, corps ou amas mitochondrial; VE, vacuole érythrophile; I, idiosome; C, centrothèque; VI, vacuole idiosomique; A, acroblaste.

WILSON [1925] décrit (4) chez *Pentatoma* une spermatide contenant un noyau, un corps mitochondrial et un acroblaste (fig. IV, *e*). Or, la spermatide des Mousses renferme un noyau, un corps mitochondrial et une vacuole érythrophile (fig. IV, *a*). Et la simple comparaison de ces cinq spermatides suggère une identité possible entre cette vacuole et les structures décrites par les auteurs précités sous les noms d'*idiosome*, de *centrothèque*, de *corps hyalin* et d'*acroblaste*. Mais cette identité

(1) P. 505.

(2) P. 270.

(3) P. 58.

(4) P. 383.

s'affirme plus précise si l'on considère que, dans tous les cas où leur évolution a été suivie, ces structures donnent en définitive un acrosome. En effet, PARAT et GAMBIER [1926], appliquant les techniques d'observation vitale à la spermatogénèse du *Discoglosse* et du *Cobaye*, ont reconnu que l'acrosome résulte de la fluidification de petites vacuoles colorables par le rouge neutre et déjà présentes dans le spermatocyte (1). Cet acrosome se colore lui aussi, quoique plus faiblement, par le rouge neutre (1). Il s'imprègne par l'osmium et l'argent et correspond seul à l'appareil de Golgi (2).

Ainsi l'*acroblaste* au sens de KING [1907], forme première de l'acrosome, présent dans la spermatide animale (3), n'est autre qu'un organe vacuolaire érytrophile, osmiophile et argentophile. Et si, chez les Mousses, l'acrosome proprement dit fait défaut dans le spermatozoïde, l'acroblaste n'en est pas moins représenté avec tous ses caractères dans la spermatide ; mais, au lieu d'évoluer vers un corps apical, il disparaît et s'efface.

Cet effacement du vacuome est total chez les Mousses. Dans le spermatozoïde mûr, aucun élément vacuolaire ne subsiste. Ainsi, la présence d'un acrosome paraît caractériser le spermatozoïde animal. Mais c'est là une différence minime. L'acrosome, en effet, n'est pas l'acroblaste. Quelle que soit la façon dont le premier dérive du second, il n'y a pas identité entre les deux structures. L'acrosome se forme aux dépens de l'acroblaste ; il se substitue à ce dernier ; mais il a ses caractères propres et son individualité. Il ne se colore plus par le rouge neutre. Il ne réduit plus l'acide osmique ni les sels d'argent. Il ne répond plus à la définition du vacuome. C'est un élément nouveau. Le vacuome proprement dit n'existe donc dans aucun cas chez l'élément mâle adulte. Il y a simplement, chez le spermatozoïde animal, production d'une structure formée à partir du vacuome, comme, chez la spermatide des Mousses, un amyloplaste se forme aux dépens du chondriome sans s'identifier à ce dernier, et sans

(1) P. 748.

(2) P. 749.

(3) P. 348.

modifier le plan fondamental de la cellule qui le contient.

La morphologie du spermatozoïde adulte est donc, comme on pouvait s'y attendre, à peu près constante. A un rôle physiologique identique répondent des caractères structuraux analogues. Seules interviennent quelques variations de détail, d'ailleurs peu importantes, eu égard à l'éloignement des groupes systématiques considérés. Mais plus encore que les spermatozoïdes, les spermatides répondent à un plan commun.

D'autant moins différenciée, semble-t-il, que le spermatozoïde l'est davantage, la spermatide est une cellule rudimentaire ne conservant dans son protoplasme que ses trois structures essentielles, c'est-à-dire un noyau, un chondriome et un vacuome d'ailleurs très réduits. Toujours comparable à elle-même, elle se retrouve avec des caractères identiques chez tous les êtres vivants.

S'agit-il ici d'un fait de convergence structurale entre des éléments pareillement régressés pour préparer une évolution dans un sens nouveau, ou la spermatide répond-elle à un type ancestral? C'est là une question que je n'essayerai pas de résoudre. Elle dépasse le cadre de ce travail. Il me suffira de noter que, dans cette genèse spermatique comme dans toute ontogenèse, ce ne sont pas les formes adultes morphologiquement définies qui présentent les points de ressemblance les plus frappants. Ce sont ici encore les formes embryonnaires qui se réduisent, sous un aspect identique, à un type élémentaire commun.

Il m'a été malheureusement impossible de suivre la formation des cils, et, de ce fait, je ne peux fournir aucun argument pour ou contre l'existence du blépharoplaste. Son existence est néanmoins probable dans la mesure où la présence d'une telle structure a été démontrée chez les spermatozoïdes ciliés des Archégoniates et des Gymnospermes. Mais les descriptions fournies au sujet de sa morphologie et de sa genèse sont discordantes et souvent même contradictoires. Il est prudent de ne rien affirmer à cet égard, tant que des recherches nouvelles systématiquement conduites n'auront pas été réalisées.

CHAPITRE VII

La paraphyse.

§ I. — HISTORIQUE.

Les premières indications cytologiques concernant la paraphyse furent données par HEDWIG. En 1782, il reconnut et figura exactement chez *Mnium hygrometricum* (*Funaria hygrometrica*) les *filamentes succulentes* et les chloroplastes qu'ils renferment (1).

Aucun fait nouveau ne fut ajouté à cette observation pendant plus d'un siècle, et c'est seulement en 1923 qu'ALVARADO en reprit l'étude. L'un des faits les plus importants qu'il mit en évidence chez *Mnium cuspidatum* est l'absence totale de chloroplastes dans la région apicale de la tige (2). La cellule qui donnera la paraphyse contient seulement, à côté d'un petit noyau, de nombreux chondriocotes allongés et sinueux (3). Il y a aussi des mitochondries et de courts bâtonnets, mais ils sont rares (4). Ils deviennent relativement plus nombreux dans les paraphyses et dérivent alors sans doute des chondriocotes allongés présents dans le stade précédent (5).

A ce moment, certains chondriocotes appartenant tout aussi bien au type mitochondrie qu'au type chondriocote (6) se renflent par places ou dans leur totalité (7) et sécrètent à ce niveau de l'amidon (8). Lorsqu'il existe dans le chondriome primitif une région demeurée inactive, elle se résorbe ou se sépare du plaste adulte, qui s'arrondit (9).

Je résume aussi dans ce chapitre le travail de P. DAN-

(1) Tab. V, fig. 24.

(2) P. 90.

(3) P. 89.

(4) P. 89-90.

(5) P. 90.

(6) P. 91.

(7) P. 91.

(8) P. 92.

(9) P. 91-92.

GEARD [1925] sur les poils foliaires à forme de paraphyses des *Polytrichs*. Bien que ce ne soit pas là à proprement parler des paraphyses, il y a assez d'analogie entre ces deux formations pour qu'on puisse les rapprocher ici.

Ces poils incolores se distinguent par un cytoplasme dense (1). Les cellules de la base renferment des plastes ovales et chlorophylliens peu différents de ceux des feuilles (2). Les cellules du sommet renferment au contraire des « mitoplastes » (3) allongés dans le sens de la cellule et ayant perdu toute apparence de chloroplastes (4). On trouve en outre en assez grande abondance des gouttelettes d'huile réfringentes et sphériques (5). Le vacuome est filamenteux et réticulé, plus rarement sphérique (6).

Après avoir donné cette description correspondant à l'aspect général, l'auteur insiste sur le fait que, dans certains cas, les chloroplastes peuvent être tous arrondis ou tous rubanés dans toute l'étendue d'un même poil. Il peut même arriver qu'ils soient ovalaires dans la cellule apicale et filamenteux dans la région moyenne, ce qui doit s'expliquer par une plasticité très grande dans ces formations (7).

Le cytome ne peut être distingué sur le vivant. Il est visible dans les préparations fixées par la méthode de REGAUD sous forme de grains et de petits bâtonnets (8).

§ II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Mnium affine* (Pl. I, fig. 4; Pl. II, fig. 1 et 3). — Les premiers stades évolutifs de la paraphyse correspondent exactement à ceux que j'ai décrits pour l'anthéridie (Pl. I, fig. 4). Issues de cellules identiques, ces deux formations présentent au début de leur développement un aspect semblable et des phénomènes analogues qui se ramènent, dans l'un et l'autre cas, à l'évagination de la cellule initiale et à sa division en deux cellules-filles, l'une basale, l'autre apicale. Mais, dans le cas de la paraphyse,

(1) P. 126.

(2) P. 126.

(3) P. 127.

(4) P. 126.

(5) P. 128.

(6) P. 128.

(7) P. 128-129.

(8) P. 130.

ces nouveaux segments sont toujours déterminés par des cloisons parallèles à la première, en sorte que le résultat est une file de cellules perpendiculaires à la direction commune des cloisonnements. Ce détail mis à part, on retrouve bien entendu dans la cellule initiale les chloroplastes petits et fusiformes signalés dans le cas de l'anthéridie. Il en est de même pour les granulations cytoplasmiques parfaitement visibles et paraissant ici encore liées aux chloroplastes par toute une série de formes de transition. Ces derniers ne présentent jamais les étranglements caractéristiques de la division, et il en est de même dans les paraphyses en voie de développement, où les chloroplastes amylières sont devenus plus nombreux, bien que les formes de division soient encore absentes. Par contre, on retrouve dans ce stade les formes de transition entre les granulations cytoplasmiques et les plastes différenciés.

L'examen rapide d'une paraphyse adulte, isolée dans l'eau pure, n'ajoute rien aux détails vus et dessinés par HEDWIG. Les cellules, parfaitement transparentes, renferment des chloroplastes nombreux. Ces chloroplastes sont arrondis ou étranglés en biseau, et il est à noter que de telles formes de division, d'ailleurs communes, se rencontrent néanmoins plus fréquemment dans la cellule apicale (Pl. II, fig. 3). Cette cellule paraît, d'autre part, garder plus longtemps que les autres sa vitalité. Elle ne présente, en effet, qu'assez tard les aspects de dégénérescence traduits par le gonflement ou la déformation des plastes généralement manifestés de bien meilleure heure dans les cellules de la région moyenne ou de la base (1).

Les chloroplastes adultes et en pleine activité renferment dans leur masse des granulations petites au nombre de dix ou vingt, et isolées les unes des autres par la substance

(1) L'image ainsi réalisée suggère un rapprochement avec ce qui a été vu par P. DANGEARD (p. 128). Peut-être les divers aspects notés par cet auteur sont-ils dus aux âges différents des cellules considérées. La présence dans certaines de corps gras (uniquement présents dans les paraphyses en voie de désorganisation), et dans d'autres de vacuoles en réseau (uniquement présentes dans les paraphyses jeunes), vient à l'appui de cette idée, que j'avance d'ailleurs comme une simple hypothèse.

fondamentale du plaste. La liqueur iodo-iodurée colore ces granulations en noir, mettant ainsi en évidence leur nature amylacée. Enfin, lorsque les chloroplastes, assez peu nombreux, permettent d'examiner le cytoplasme, on y reconnaît des granulations immobiles et un réseau réfringent et superficiel à mailles lâches qui correspond sans aucun doute à l'insertion sur la couche protoplasmique doublant la membrane cellulaire des travées délicates séparant entre elles les vacuoles maintenant très développées.

Lorsque la paraphyse vieillit, ses chloroplastes disparaissent. Cette disparition est précédée par une déformation qui se traduit souvent par la vésiculation de ces éléments. Ils paraissent alors plus gros, et leur teinte est plus claire. En définitive, la paraphyse âgée, dont les parois teintées en jaune indiquent un vieillissement marqué, ne renferme plus que des filaments irréguliers et des grains de diamètre variable plus réfringents que le milieu environnant.

Parmi ces éléments, les uns, toujours granuleux, se colorent par le sudan III. Ce sont des corps gras dont la valeur ne saurait être ici mise en doute. Ils accompagnent la cytolyse et en sont l'un des résultats. Ils sont non pas à proprement parler des excréta, mais des produits de désintégration cellulaire.

À côté d'eux, et jamais colorés par le sudan III, se retrouvent des grains et des filaments irréguliers. Ces derniers sont souvent plus ou moins moniliformes et rappellent l'aspect des chloroplastes en voie de régression. Mais, en dépit d'une ressemblance superficielle, ils n'ont rien de commun avec un chondriome. Il y a ici dégénérescence et non pas régression (1). L'état de la cellule qui les renferme en fait foi.

Le rouge neutre n'a une action nette que sur les paraphyses jeunes. Il colore, dans les premiers stades, des vacuoles en tous points analogues à celles que j'ai décrites au début de

(1) KHOLODNYI [1922] a montré que, dans les vieilles feuilles submergées de *Salvinia natans*, les chloroplastes subissent une dégénérescence analogue. Cet auteur estime, lui aussi, que les plastes dégénérés n'ont rien de commun avec les chondriosomes, malgré leur similitude apparente.

l'évolution de l'anthéridie (Pl. I, fig. 4). Je n'y reviendrai pas. Dans les cellules d'âge moyen, elles sont moins nombreuses, mais s'imprègnent encore par le rouge neutre. Elles sont alors (Pl. II, fig. 1) tantôt colorées de façon homogène, tantôt incolores et renferment un ou plusieurs corpuscules d'un rouge plus foncé. Assez fréquemment aussi, les corpuscules intravacuolaires sont présents dans une vacuole dont le contenu est légèrement teinté en rose.

Dans les paraphyses adultes, le rouge neutre est sans action. Il n'en est pas moins certain que des vacuoles existent. En effet, en mettant à part leur mise en évidence par d'autres méthodes, la forte contraction cellulaire produite par leur immersion dans un liquide hypertonique est une preuve suffisante de leur présence à ce stade.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Mnium spinosum* (Pl. IV, fig. 2). — La paraphyse adulte présente en général une contraction très marquée due à l'exosmose du suc vacuolaire. Le contenu cellulaire est en général détaché de la membrane et plus ou moins condensé au centre de la cellule, ce qui en rend l'étude difficile. Dans les cas favorables où la plasmolyse a été moindre, on peut reconnaître facilement un noyau très petit suspendu au centre de la cellule par des travées protoplasmiques. Ces travées sont insérées, d'autre part, sur une couche pariétale de protoplasme d'autant plus nette ici qu'elle a généralement perdu tout contact avec la membrane cellulosique et est entièrement isolée. Le protoplasme périnucléaire, le protoplasme pariétal et les travées protoplasmiques intervacuolaires renferment des mitochondries et des chloroplastes parfaitement distincts et se colorant avec la même netteté par la fuchsine acide et par l'hématoxyline.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY-KULL). — *Mnium spinosum*. — La cellule initiale de la paraphyse, de même que la cellule initiale de l'anthéridie, est absolument dépourvue de grains osmio-réducteurs. Ils sont également absents dans les stades ultérieurs. Ces stades présentent des vacuoles

de grandes dimensions, qui, en se vidant sous l'action plasmolytante du fixateur, entraînent une telle contraction de la cellule qu'il est impossible de rien distinguer dans une préparation colorée. Les coupes non colorées dans lesquelles les constituants cellulaires ont gardé une transparence parfaite permettent, au contraire, d'affirmer absolument l'absence de corps gras.

Les derniers stades correspondant à la cytolyse définitive et dans lesquels j'ai décrit ci-dessus l'apparition de corps gras sont malheureusement trop fragiles, en raison de leur contenu presque liquide, pour subir sans se détériorer les longues manipulations de la fixation et de l'inclusion. Lorsqu'on les retrouve dans les préparations montées, ils sont dans un état de désorganisation qui n'en permet pas l'étude.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les faits exposés dans ce chapitre sont en désaccord évident avec le travail publié par ALVARADO en 1923. En effet, d'après mes recherches, la paraphyse dérive d'une cellule qui non seulement n'est pas privée de chloroplastes, mais encore les conserve durant toute son évolution.

Le processus décrit par ALVARADO et celui que j'ai décrit moi-même paraissent donc incompatibles et le seraient en effet si mes recherches, déjà brièvement exposées en 1927, n'en permettaient une explication raisonnable. J'ai exposé alors pour la première fois, — et j'ai d'ailleurs mis en relief dans le présent ouvrage, — l'indifférence structurale du chondriome dans la cellule génératrice de l'axe des Mousses. Or, les paraphyses en dérivent plus ou moins directement. D'autre part, dans tous les cas, ces organes adultes renferment des chloroplastes. Si ces derniers ne leur sont pas fournis d'emblée, ils devront nécessairement, selon le mode ordinaire, se différencier à partir d'un chondriome préexistant. C'est précisément ce qu'a décrit ALVARADO.

D'après cet auteur, le chondriome présent dans la cellule initiale de la paraphyse est précisément identique à celui que j'ai décrit dans les cellules initiales de *Gasterogrimmia*

crinita et de *Rhynchostegium Megapolitanum*. Dans l'un et l'autre cas, les chondriosomes se présentent sous forme de filaments et de grains réguliers. Dans l'un et l'autre cas, il y a formation de chloroplastes aux dépens des filaments et aux dépens des grains.

Cette idée de l'incertitude morphologique du chondriome trouve un nouvel appui dans le travail de P. DANGEARD. Il décrit en effet, associés à un « cytome » toujours identique, tantôt des plastes, tantôt des chondriocontes. En sorte qu'on retrouve non seulement dans la même espèce, mais encore dans le même poil, les deux types connus de chondriome : le type plasto-mitochondrial et le type chondrioconto-mitochondrial.

Les chloroplastes adultes gardent longtemps encore la faculté de se diviser. Il est curieux de retrouver dans la paraphyse, longtemps après la maturité et l'évacuation des anthéridies qu'elles accompagnent, des chloroplastes en voie de bipartition. Cet accroissement en nombre fait ainsi de la paraphyse, dont le rôle protecteur n'a plus de raison d'être, un organe assimilateur au même titre que la phyllidie.

Cet accroissement des chloroplastes est accompagné par une diminution concomitante du noyau. Relativement volumineux dans la cellule initiale de la paraphyse, il se réduit notablement dans les cellules de l'organe adulte, dont l'activité génératrice est nulle, mais dont les chloroplastes nombreux traduisent une activité assimilatrice intense.

Les vacuoles ne se présentent avec un aspect réticulé que dans les stades jeunes. Ces formes correspondent sans aucun doute à un morcellement de vacuoles préexistantes. Plus tard, les vacuoles s'arrondissent. A ce stade, elles se colorent par le rouge neutre. Ce colorant se porte alors constamment sur les corpuscules intravacuolaires lorsqu'ils existent. Dans ce cas, le liquide vacuolaire peut être coloré ou non. Lorsque les corpuscules intravacuolaires sont absents, le liquide vacuolaire se colore toujours. Aussi peut-on affirmer que l'élément vacuolaire colorable par le rouge neutre est une substance dissoute, ou du moins en suspension colloïdale, et

pouvant se précipiter partiellement ou totalement sous forme de corpuscules irréguliers.

Les corps gras sont absents dans les paraphyses jeunes ou adultes. Ils apparaissent, et toujours en petite quantité, dans les cellules âgées de l'organe, au moment où se manifeste une désorganisation cytoplasmique se traduisant également par une déformation des chloroplastes. Il faut donc, ici encore, leur refuser la valeur de substances de réserve. Ce sont des produits de désintégration protoplasmique accompagnant la déchéance physiologique de la cellule.

CHAPITRE VIII.

L'archégone.

§ I. — HISTORIQUE.

L'évolution de l'archégone chez les Mousses n'a fait jusqu'à présent l'objet d'aucune étude spéciale. Les quelques indications recueillies çà et là sont peu importantes et toujours fragmentaires.

Pour SCHIMPER [1848], l'archégone a, comme l'antheridie, son origine dans une seule cellule. La partie inférieure de l'organe se renfle bientôt autour d'un « nucleus » amylacé (1), puis, après l'ouverture du col, l'archégone se gonfle et se remplit de granulations vertes (2).

Le gros travail d'HOFMEISTER [1851] n'apporte aucun détail nouveau. L'auteur ne donne pas de description cytologique de l'archégone. Cependant, ses dessins (3) laissent supposer que l'organe jeune renferme un contenu homogène finement granuleux, tandis qu'à un âge plus avancé des grains plus gros apparaissent, correspondant peut-être aux chloroplastes (4).

Dans son mémoire sur les Sphaignes, SCHIMPER [1857] donne quelques indications plus précises. La cellule initiale de l'archégone se distingue de celle de la phyllidie par des dimensions et un noyau plus grands. Cette cellule donne un massif cellulaire d'un vert intense dû à de nombreux chloroplastes (4). La « cellule germinative » occupe le centre de l'organe. Elle a un contenu aqueux, presque hyalin, et ren-

(1) P. 32-33.

(2) P. 51.

(3) Pl. XIV, fig. 4 et 8, *Phascum cuspidatum*.

(4) P. 47.

ferme deux grands noyaux situés à ses pôles, plus visibles à cause des granulations vertes périphériques qui rayonnent en tous sens (1).

Quarante ans s'écoulèrent avant que GAYET reprenne ces recherches. En 1897, il entreprit l'étude systématique de l'archégone chez les Muscinées, et il reconnut sur du matériel fixé, malgré l'imperfection d'une technique alors nouvelle, quelques détails cytologiques intéressants.

Chez *Sphagnum papillosum*, l'oosphère jeune présente un gros noyau à deux nucléoles et un petit corps extra-nucléaire, « qui est probablement un nucléole expulsé ». Cette structure s'efface quand l'oosphère mûrit, et, à maturité, le protoplasme très dense renferme de nombreux chromaphores entourés d'une zone plus ou moins hyaline (2).

Chez *Pleuridium*, le protoplasme est homogène (3) et renferme un énorme noyau (4). L'auteur ne décrit ni ne figure ici de chloroplastes.

Les détails donnés par HOLFERTY [1904] à propos de *Mnium cuspidatum* sont surtout anatomiques. C'est dans l'explication des planches qu'il faut trouver le seul détail intéressant. Le cytoplasme homogène, finement granuleux, montre dans certains cas (5) une à trois masses de chromatine intracytoplasmique, ce qui, dit l'auteur, est fort commun chez les œufs (6).

CAMPBELL [1905] note que les jeunes archégones de *Funaria hygrometrica* sont entièrement incolores (7). L'œuf mûr est d'aspect granulaire avec, en un point, une petite tache réceptrice (8). Le noyau est de dimensions modérées, et son matériel chromatique est peu abondant, exception faite d'un gros nucléole.

C'est encore d'après les figures données par J. et W. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN [1907] qu'on peut conclure, dans l'œuf de *Polytrichum piliferum*, à l'existence d'un cytoplasme granuleux, homogène et sans chloroplastes (9).

(1) P. 47.

(2) P. 207.

(3) P. 218.

(4) P. 219.

(5) Fig. 26, 28, 29, 33.

(6) P. 125.

(7) P. 200.

(8) P. 202.

(9) Taf. I, fig. 1.

Toutefois les auteurs dessinent près du noyau un corpuscule qu'ils nomment centrosome (1), bien que, dans les cinèses ultérieures, de tels corps puissent être absents (2) ou présents en nombre variable, et alors répartis d'une façon quelconque au niveau des pôles ou ailleurs (3).

Enfin, pour SAPEHIN [1913*b*], l'œuf de *Bryum* sp., dérivant de cellules qui contiennent de nombreux plastides, en renferme aussi « plusieurs et même beaucoup » (4) accompagnés de chondriosomes, qu'il figure sous forme de grains ou de courts bâtonnets irréguliers. Il n'en donne d'ailleurs aucune description, non plus que du protoplasme, qui, dans son dessin, paraît dense (5).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Hylocomium splendens*. — L'étude vitale des organes femelles est difficile à réaliser. Leur découverte au sommet de bourgeons peu différents des bourgeons végétatifs est mal commode, et évidemment d'autant plus malaisée que les organes en question sont moins développés. Plus tard, le massif cellulaire est trop épais pour qu'on puisse exactement reconnaître par transparence les éléments qui le constituent. A peine peut-on noter dans les cellules superficielles des chloroplastes verts, très petits, et passant peu à peu à des granulations le plus souvent alignées le long des travées cytoplasmiques séparant quelques vacuoles arrondies et petites. A travers la double rangée de cellules constituant la paroi de l'archégone mûr, on peut difficilement distinguer l'œuf, dont la teinte est grisâtre et l'aspect homogène.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Hylocomium splendens* (Pl. V, fig. 14 à 18; Pl. VIII, fig. 4; Pl. XI, fig. 10). — Les archégones, au nombre de huit ou dix, prennent naissance au sommet d'un rameau court, dont la constitution est à peu près exactement celle que j'ai décrite pour l'axe

(1) P. 39.

(2) Taf. I, fig. 2, *b*.

(3) Taf. I, fig. 2, *a*.

(4) P. 322.

(5) Taf. XIV, fig. 5.

végétatif de *Gasterogrimma crinita* et de *Rhynchostegium Megapolitanum*. Les cellules de la base (Pl. V, fig. 13) renferment un protoplasme vacuolisé, dans lequel sont répartis, autour d'un noyau central, des chloroplastes amyliifères typiques, des grains et, plus rarement, des bâtonnets courts, faiblement incurvés. Plus près du sommet de l'axe, les chloroplastes sont plus petits et ne sont pas amyliifères. Enfin, au niveau de l'extrémité élargie de l'axe, les cellules renferment un chondriome très net, mais pas de chloroplastes (Pl. V, fig. 14). Dans ces cellules, les éléments filamenteux du chondriome sont plus abondants que dans les cellules de la base. Bien que dans ces dernières ils ne soient pas totalement absents, ce fait appuie l'hypothèse d'une identité entre les chloroplastes et les chondriocotes.

C'est aux dépens de ces cellules que les archégones prennent naissance. De ce fait, la cellule initiale de l'organe (Pl. V, fig. 14) est dépourvue de chloroplastes. Elle renferme un cytoplasme vacuolisé, un noyau et un matériel granuleux ou filamenteux analogue à celui des cellules voisines, mais souvent plus nettement indiqué. Cette cellule fait saillie vers l'extérieur. Elle manifeste alors une polarité due au fait que les vacuoles sont plus petites et plus nombreuses vers le sommet, plus grandes et moins nombreuses vers la base (Pl. V, fig. 14 et 15). Une cloison transversale divise cette cellule en deux, puis d'autres cloisons interviennent, donnant un massif cellulaire qui différencie bientôt une assise superficielle enveloppant une cellule centrale destinée à donner l'oosphère et les cellules du canal. Cette cellule s'accroît plus que les autres. Ses vacuoles, toujours arrondies, sont peu nombreuses et uniformément réparties dans toute son étendue (Pl. V, fig. 17 et 18). Entre elles, on retrouve des filaments flexueux entremêlés de grains et de très courts bâtonnets (Pl. V, fig. 16 et 17). C'est de cette cellule que dérive l'œuf proprement dit, toujours revêtu au moment de sa maturité par deux assises cellulaires résultant du clivage de l'assise unique préexistante. Le cytoplasme de cet œuf renferme un matériel chromophile analogue à celui de la cellule qui lui a donné naissance. Il est cependant

plus abondant, et les grains et les bâtonnets courts sont proportionnellement beaucoup plus nombreux que dans les premiers stades (Pl. V, fig. 18).

La présence, dans l'un des œufs étudiés (Pl. XI, fig. 10), de deux masses fuchsinophiles présentant l'aspect de plastes n'est pas en désaccord avec ces observations. L'œuf en question appartient, en effet, à un archégone âgé, comme en font foi les deux assises pariétales qui l'entourent, et il est probable qu'il s'agit, dans ce cas, d'un œuf non fécondé dans lequel commence à se manifester le gonflement des plastes qui prélude à la mort cellulaire. Dans tous les cas, s'il s'agit de chloroplastes, leur différenciation est tardive et peut être en rapport avec une fécondation préalable de l'œuf qui les contient.

Les cellules de la paroi (Pl. VIII, fig. 4) ne renferment jamais de chloroplastes amylofères, même dans l'archégone âgé. Les travées protoplasmiques insinuées entre les vacuoles renferment néanmoins, parmi des mitochondries abondantes, quelques grains fuchsinophiles de dimensions plus grandes qu'une comparaison avec les images fournies par l'examen du matériel vivant permet de rapporter au plastome. Ils sont toujours médiocrement développés et n'élaborent jamais d'amidon.

Funaria hygrometrica (Pl. VIII, fig. 1 à 3). — Le matériel étudié ici ne m'a pas fourni toute la série des images illustrant le développement de l'archégone. Certains faits nouveaux sont cependant à noter.

L'extrémité de l'axe végétatif a une constitution cytologique analogue à celle que j'ai décrite chez *Mnium punctatum* et *Hypnum fluitans*. Plastes et chondriosomes coexistent (Pl. VIII, fig. 1) ; ces derniers sont toutefois relativement plus abondants. Il paraît donc assez probable que la cellule initiale du premier archégone est bâtie sur ce type ; mais il n'en est pas de même pour les suivants. Celui que je décris appartient à un bourgeon femelle déjà âgé. Il s'y trouve en effet à côté d'un autre archégone dont les dimensions et la structure indiquent nettement une évolution vers le sporogone. L'un comme l'autre sont fixés sur un axe qui, à ce

niveau, est formé de cellules d'aspect adulte. Les mitochondries y sont, il est vrai, très abondantes, et les chloroplastes peu nombreux (deux à trois par cellule), mais ces derniers sont de grandes dimensions, presque aussi développés que dans les phyllidies, et le protoplasme qui les renferme est réduit à de minces travées s'insinuant entre des vacuoles grandes et irrégulières. Le noyau est petit. C'est sans aucun doute une cellule analogue qui, par des divisions répétées, donne le massif cellulaire destiné à se transformer en archégone.

Dès le début de son évolution, ce massif isole une rangée cellulaire et, au stade que je décris, l'archégone se réduit à deux cellules superposées entourées de toutes parts par une assise cellulaire qui donnera la paroi de l'organe. Ces cellules pariétales (Pl. VIII, fig. 2) ont, à peu de chose près, la structure des cellules de l'axe décrites ci-dessus. Cependant les vacuoles plus réduites, les chloroplastes notablement plus petits, le noyau plus gros, le nucléole plus développé et plus chromophile, sont autant d'indications d'un retour à l'état embryonnaire accompagnant l'évolution nouvelle manifestée dans ces cellules. Cette tendance s'exagère encore dans les cellules profondes (Pl. VIII, fig. 3), et la cellule inférieure surtout en marque à ce stade l'apogée. Les chloroplastes y sont pratiquement absents. A peine peut-on en retrouver quelques-uns encore reconnaissables à leurs dimensions, mais déjà modifiés dans leur forme. Le protoplasme plus dense ne renferme que de rares et minuscules vacuoles. Le noyau est de grandes dimensions. Il en est de même pour le nucléole, qui est très net et fortement coloré.

Toutes les cellules composant cet archégone en voie d'évolution renferment des mitochondries, et comme je l'ai déjà signalé dans la cellule génératrice de l'axe et au début du développement de l'anthéridie, toutes les formes intermédiaires entre le plaste adulte et le grain s'y retrouvent. J'ai précédemment indiqué les diverses interprétations auxquelles pouvait donner lieu cette observation. Je noterai simplement ici, une fois encore, l'impossibilité où l'on se trouve de distinguer précisément les deux catégories (plastés

et chondriosomes) si nettement définies dans la cellule de l'axe.

Je n'ai pas obtenu, chez cette espèce, de préparation concernant l'archégone mûr. Il est néanmoins probable que la tendance manifestée par la cellule profonde la plus inférieure s'accuse de plus en plus jusqu'au moment où, transformée en œuf, elle ne présente plus dans son sein que des chondriosomes, parmi lesquels les éléments provenant des anciens plastes ne peuvent être reconnus.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Funaria hygrometrica*. — Ici encore, je n'ai pu réunir tous les stades évolutifs de l'archégone. Il m'est impossible de donner aucun détail sur la cellule initiale de l'organe. Mais les préparations non colorées permettent d'affirmer de façon absolue l'absence de granulations graisseuses dans tous les autres stades. Les cellules pariétales comme les cellules profondes en sont totalement dépourvues, et l'oosphère elle-même n'en contient pas.

Les préparations colorées par la fuchsine acide donnent des résultats entièrement superposables à ceux que fournit la méthode de REGAUD. Je n'y reviendrai pas.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les dimensions relativement grandes de l'archégone et de l'œuf se prêtent aisément à l'étude, et leur évolution, très simple, n'a pas donné lieu à de nombreuses discussions. Les quelques auteurs qui décrivirent ces organes le firent, semble-t-il, sans y attacher une très grande importance, et d'une façon pour ainsi dire secondaire.

Aucun ne parle nommément de la cellule initiale de l'archégone. Les premiers détails fournis à ce sujet concernent des organes jeunes, mais déjà différenciés. Pour CAMPBELL [1905], ces jeunes archégonies sont entièrement incolores. Pour SCHIMPER [1857], au contraire, et pour SAPEHIN [1913 b], ils renferment des chloroplastes nettement caractérisés.

Ces observations ne sont pas contradictoires. Elles con-

cordent d'ailleurs l'une et les autres avec ce que j'ai décrit dans ce chapitre, d'une part chez *Hylocomium splendens*, d'autre part chez *Funaria hygrometrica*. J'ai déjà donné, à propos de la paraphyse, l'explication de cette anomalie apparente. Selon que les cellules formant l'extrémité de l'axe archégoniophore renferment un chondriome avec plaste ou un chondriome sans plaste, les cellules initiales des archégones ont l'une ou l'autre de ces constitutions. Mais, comme pour l'axe, un état d'équilibre correspondant à l'organe adulte tend à s'établir. Sa réalisation, à partir de structures répondant à deux types distincts, s'opère de deux façons parallèles et inverses. Dans le premier cas, les chloroplastes persistent dans les cellules pariétales et régressent au niveau des cellules profondes ; dans le second cas, le chondriome demeure inchangé dans la région profonde, mais différencie dans les cellules pariétales des chloroplastes pouvant d'ailleurs rester fort petits.

Dans aucun cas, contrairement aux affirmations de SAPEHIN, je n'ai vu persister les chloroplastes durant toute l'évolution de l'archégone. Ils sont absents de l'œuf mûr. On pourrait, il est vrai, être tenté de rapporter au plastome certaines formations fuchsinophiles présentes dans l'œuf âgé. Mais il est probable qu'elles correspondent à des déformations pathologiques du chondriome. Elles sont, en effet, d'apparition tardive, et je montrerai chez les Hépatiques que de telles déformations sont fréquentes chez les œufs arrivant à la fin de leur existence sans avoir été fécondés. D'ailleurs, en admettant qu'il s'agisse de chloroplastes, ceux-ci seraient dus à une différenciation précédant de fort peu la germination de l'œuf, et celui-ci n'en présenterait pas moins, à un moment donné de son existence, un chondriome uniquement formé de chondriocentes et de mitochondries.

C'est sans doute à des chondriosomes, déformés pour la raison que je viens d'exposer ou mal fixés, qu'il faut rapporter le « nucléole expulsé » vu par GAYET [1897] chez *Sphagnum papillosum*, les masses de chromatine intracytoplasmiques dessinées par HOLFERTY [1904] chez *Mnium cuspidatum* et les « centrosomes » multiples, uniques ou absents, reconnus

par J. et W. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN [1907] dans l'œuf de *Polytrichum juniperinum*.

Ces faits, que l'on peut rapprocher des extrusions chromatiques décrites dans le tissu spermatogène par WILSON et WALKER, admettent la même explication. Mais, dans tous les cas, et quelle que soit l'interprétation admise, les structures décrites par GAYET, HOLFERTY et J. et W. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, ne sauraient être homologuées à des chloroplastes. Pour tous les auteurs précités, ces derniers sont absents de l'œuf. SAPEHIN seul en note, et de nombreux. Ce que nous savons du polymorphisme du chondriome chez les Muscinées empêche de nier absolument la possibilité d'un tel aspect. Elle paraît pourtant bien douteuse, et il semble, pour les raisons exposées plus haut, qu'il ne faille pas faire grand fond sur cette observation, d'ailleurs très superficielle. Il paraît plus probable que SAPEHIN a vu des formes de dégénérescence du chondriome et que, ayant vu d'autre part des chloroplastes vrais dans les cellules donnant naissance à l'œuf, il en déduit, sans pousser plus loin ses investigations, une relation génétique entre ces deux formations.

L'œuf privé de plastes est, de ce fait, privé d'amidon. De plus, aucune trace de corps gras ne s'y manifeste. Il ne renferme donc rien qui puisse s'interpréter comme une réserve d'aliments ternaires. C'est là un fait à retenir. Formé aux dépens d'une plante qui le nourrit et sur laquelle il vivra en parasite, des réserves nutritives lui sont inutiles. Il n'est pas sans intérêt de rappeler ici que, chez les animaux, les œufs oligolécithiques développés eux aussi en parasite sur l'organisme maternel ont un matériel deutoplasmique particulièrement réduit (1).

(1) BRACHET (1921), p. 18.

CHAPITRE IX.

Le sporophyte.

Malgré sa complexité anatomique, la constitution cytologique du sporophyte est assez simple pour ne pas nécessiter un chapitre particulier correspondant à chacune de ses régions. En effet, si l'on met à part le tissu sporogène dont l'évolution est spéciale, toutes les autres cellules constituant l'organe répondent à la structure normale de la cellule végétale assimilatrice et ne se distinguent les unes des autres que par leurs formes, leurs dimensions et les proportions variables de leurs éléments constitutifs.

§ I. — HISTORIQUE.

C'est encore SCHIMPER qui donna, en 1848, les premières indications cytologiques sur les spores et les éléments dont elles dérivent. Les initiales sporogènes sont plus longues que larges et remplies de granulations fines qui les rendent obscures (1). Après une série de divisions, les spores se forment. Toutes renferment une huile grasse souvent réunie en gouttelettes assez grandes, de la chlorophylle et des granulations colorables en jaune par l'iode, mais pas d'amidon (2). Lors de la germination, les chloroplastes augmentent en nombre et l'huile disparaît (3).

Pour HOFMEISTER [1851], les cellules initiales sporogènes renferment au début de leur évolution un gros noyau central transparent et à nucléole unique. Ce noyau est bien visible au milieu d'un protoplasme granuleux (*Funaria hygrom-*

(1) P. 76.

(2) P. 77.

(3) P. 5.

trica) (1). Chez *Fissidens bryoides*, la spore formée à l'intérieur de la sporogonie renferme un contenu formé de composés protéiques de dextrine et de corpuscules amylacés. Lorsque les spores se libèrent de la membrane de la cellule-mère, des gouttelettes d'huile y apparaissent (2).

SCHIMPER [1857], dans sa monographie des Sphaignes, donne quelques détails nouveaux sur ce même sujet. L'archesporium est formé d'une seule rangée de cellules aplaties et plus chargées de chlorophylle que les autres (3). La couche génératrice des spores est très chlorophylleuse (4). La chlorophylle est toujours présente pendant la formation des tétraspores, et, dès le premier commencement de la formation des sporules, de l'huile apparaît sous forme de nombreuses gouttes se réunissant souvent en une seule lorsque la spore est mûre (5). Cette huile sera absorbée au moment de la germination (6). La spore mûre contient des granules grisâtres passant au jaune puis au noir par l'iode. C'est un dépôt d'albumine et d'amidon qui se colore en vert lorsque la spore va germer (7).

Dix ans plus tard, MULLER [1867] indique que les cellules de la capsule sont toutes semblables au moment où celle-ci apparaît. Elles sont remplies par un protoplasme finement granuleux et pourvues de chlorophylle (8).

Les sporogonies, lorsqu'elles ont achevé leur évolution, ont un protoplasme très finement granuleux, qui, au contact de l'eau et à cause de nombreuses vacuoles plus ou moins grandes, paraît sombrement nuageux et très opaque. Les cellules de la columelle renferment alors de l'amidon en petits grains recouverts d'une mince pellicule de chlorophylle (9).

GÆBEL [1898] reconnaît, chez *Nanomitrium* et *Ephemenum*, que les cellules de la columelle contiguës à l'archesporium sont très riches en contenu. Elles servent seulement à la nutrition et sont détruites avant la maturation des spores. Elles tiennent en réserve de l'eau et des substances nutri-

(1) P. 72.

(2) P. 73.

(3) P. 51.

(4) P. 52.

(5) P. 53.

(6) P. 14.

(7) P. 14.

(8) P. 242.

(9) P. 243.

tives, par exemple de l'amidon (1). Aucun détail intéressant n'est donné sur les spores ni sur les éléments sporogènes.

SAPEHIN enfin, appliquant pour la première fois les méthodes cytologiques modernes à ces recherches, en publie en 1911 les résultats. Les cellules de l'embryon renferment de nombreux chloroplastes (2), mais leur division s'arrête pendant que la division de la cellule continue, en sorte que chaque cellule initiale sporogène en contient à un moment donné un seul. Ce chloroplaste unique se divise dorénavant avant le noyau, donnant ainsi deux chloroplastes-fils qui se situent aux pôles du fuseau et accompagnent les noyaux-fils (3). Ainsi chaque cellule-mère de spore contient seulement un chloroplaste aplati et élargi (4), et chaque jeune spore est également pourvue d'un chloroplaste et d'un noyau. Le chloroplaste se divise habituellement lorsque la spore mûrit, en sorte que chaque spore mûre en renferme plusieurs (5). Les chloroplastes peuvent être verts tout le temps, mais, dans la majorité des cas, ils sont incolores durant la division nucléaire, dans la jeune spore et même aussi dans la spore âgée (6). Les gouttes d'huile préexistent en plus ou moins grande quantité dans les cellules-mères des spores. Elles se retrouvent dans la spore mûre (7).

Deux ans plus tard [1913*b*], le même auteur confirme la présence d'un chloroplaste unique dans les cellules sporogènes. Plus tard, ce chloroplaste se multiplie, et la spore en renferme plusieurs. En outre, il y a des chondriosomes dans la cellule apicale de l'embryon, dans les cellules du sporogone, dans les cellules de l'archesporium et dans la spore. Ces chondriosomes sont le plus souvent en forme de mitochondries, mais se présentent souvent aussi avec l'aspect de chondriocotes et de chondriomites.

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Funaria hygrometrica* (fig. V ; Pl. II, fig. 3 ; Pl. XI, fig. 23 et 24). — Au moment où se

(1) P. 376.

(2) P. 493.

(3) P. 494.

(4) P. 492.

(5) P. 493.

(6) P. 494.

(7) P. 495.

différencie l'archesporium, le sporophyte présente déjà la structure anatomique qu'il conservera désormais. Le sommet du pédicelle, peu à peu renflé, forme l'apophyse ou base de l'urne continuée par le sporange proprement dit. Ces deux régions sont, à ce stade, macroscopiquement indistinctes chez *Funaria hygrometrica* ; mais une coupe longitudinale dans l'urne permet de les reconnaître aisément. On peut alors noter que l'apophyse est notablement plus développée que le sporange. Ce dernier, au contraire, sera très prépondérant chez le sporophyte entièrement développé.

L'urne tout entière présente à considérer un épiderme continu. On sait que cet épiderme porte des stomates dans la région apophysaire, qui est ainsi bien délimitée. Au-dessous de cet épiderme, une zone cellulaire continue et transparente enveloppe tout l'organe. Cette zone, réduite à une seule assise au niveau de l'apophyse, est généralement plus épaisse dans la région sporangiale. Les cellules qui la constituent sont à peu près complètement privées de chloroplastes. Par contre, elles renferment en assez grande abondance des granulations arrondies réfringentes et très petites. Aucun noyau n'est visible.

La zone sous-jacente est, au contraire, pourvue de très nombreux chloroplastes. Cette zone, homogène dans la région apophysaire, se subdivise en trois couches au niveau du sporange. La plus externe est dense et formée de cellules régulières de grandes dimensions. Elle est suivie par une couche moyenne très lacuneuse constituée par de grandes cellules étirées dans le sens radial. Ces cellules, disposées en files plus ou moins anastomosées entre elles, réalisent un lien entre la couche externe et la couche interne formée de deux ou trois assises cellulaires à petits éléments. La densité du tissu et l'abondance des chloroplastes s'opposent en général à un examen approfondi. Seule, la couche moyenne se prête à une étude assez facile. Néanmoins, même dans ce cas, on ne peut reconnaître en dehors des chloroplastes que quelques granulations réfringentes analogues à celles qui ont été décrites dans la zone sous-épidermique.

A la zone chlorophyllienne succède, vers l'intérieur, une

zone parenchymateuse à cellules assez régulières et où les chloroplastes sont beaucoup moins nombreux. Cette zone forme l'axe de l'organe et peut s'homologuer à une région médullaire. Elle se continue à travers l'apophyse et le sporange, où elle prend le nom de columelle. A ce niveau, les cellules sont notablement plus petites qu'au niveau de l'apophyse, mais leur structure est identique. La faible densité des éléments chlorophylliens permet de reconnaître aisément

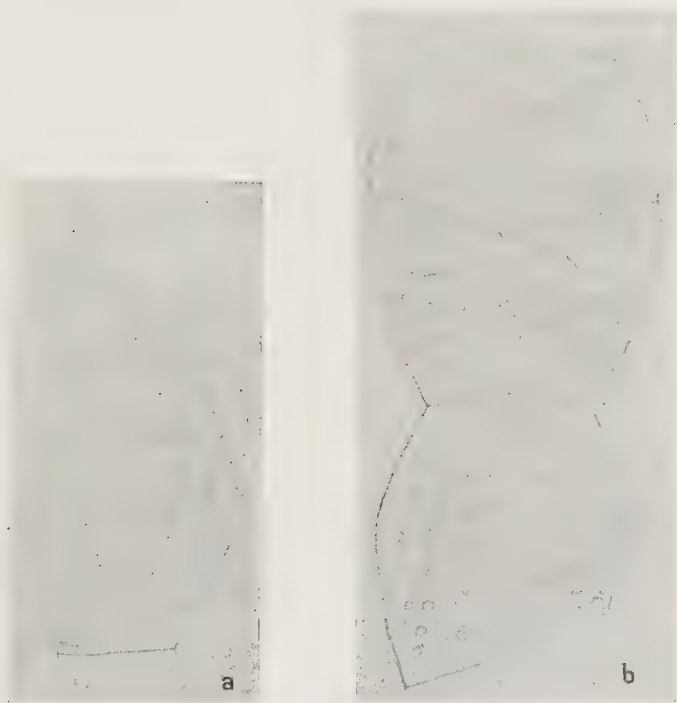


Fig. V. — *Funaria hygrometrica*. — a, cellules de l'assise initiale sporogène (archesporium); b, zone sporogène après le clivage des cellules archesporiales.

un gros noyau arrondi à nucléole central petit et des granulations réfringentes jalonnant les travées protoplasmiques (Pl. II, fig. 3).

C'est dans la région centrale du sporange, entre la columelle et la couche interne de la zone chlorophyllienne, qu'une assise de cellules formant un cylindre creux se différencie. C'est l'assise initiale sporogène d'où dérivent les spores.

Les cellules qui la constituent (fig. V, *a*) sont petites. Leur protoplasme est dense. Il ne présente à l'examen que des granulations à peu près sphériques et de dimensions irrégulières, bien que toujours minimales. Le noyau central est souvent visible. Il est relativement gros, et son nucléole central est petit.

Après un certain temps d'accroissement, qui donne aux cellules de l'archesporium un aspect distendu et renflé, elles se divisent d'abord dans le sens radial, puis dans le sens tangentiel (fig. V, *b*). La zone de tissu sporogène qui en résulte évolue durant un certain temps sans changement appréciable dans sa constitution cytologique. Les cellules succédant à la dernière génération sont les sporogonies. Elles s'isolent, s'arrondissent et subissent alors simultanément une double division réductionnelle. Lorsque la méiose est réalisée, les spores, au nombre de quatre, et disposées en tétrade, sont enfermées dans la membrane de leur cellule-mère. Mais cette membrane se résorbe bientôt, et les spores libérées s'arrondissent et s'accroissent jusqu'à reprendre des dimensions à peu près égales à celles de la sporogonie. En même temps, leur membrane s'épaissit progressivement et se cutinise peu à peu.

Le contenu de la spore sitôt après la méiose est, à peu de choses près, ce qu'il était dans les cellules de l'archesporium. Il est dense et contient des grains réfringents d'égales dimensions ne laissant soupçonner entre eux aucune cavité cytoplasmique. Les noyaux se voient difficilement. Ils sont beaucoup plus petits que dans le tissu sporogène.

Les spores libérées et arrondies ont un contenu un peu différent. Les grains deviennent inégaux, soit par accroissement de certains d'entre eux, soit par confluence de grains moins développés. Leur disposition rend évidente la présence de travées protoplasmiques. Ces travées, invisibles par elles-mêmes, mais jalonnées par les granulations qu'elles renferment, séparent des cavités arrondies peu nombreuses (il peut y en avoir une seule) et optiquement vides. Il semble que l'accroissement de la spore au début de son évolution consiste en un développement rapide et très marqué des

vacuoles accompagné de l'accroissement, en dimensions sinon en nombre, de certaines granulations préexistantes. Il est permis de présumer, d'après tout ce que nous savons par ailleurs, que toutes les granulations ici présentes n'ont pas la même valeur. Mais, dans les conditions actuelles d'examen, aucun fait précis ne peut être fourni à l'appui de cette manière de voir.

Plus tard, la paroi s'épaissit notablement et devient jaunâtre, ce qui est l'indice d'un début de cutinisation. Néanmoins, le contenu est encore bien visible. Sa disposition générale a peu changé. Seules, les granulations ont augmenté en nombre et en volume, ce qui donne à la spore un aspect moins transparent et ne permet plus de distinguer aussi aisément les vacuoles. Parmi les granulations maintenant présentes, les plus grosses, souvent réunies en une seule gouttelette arrondie, présentent une teinte bleutée qui fait présumer leur nature grasseuse. Les autres, toujours sphériques et de dimensions minimales, se situent entre les précédentes (Pl. XI, fig. 25). Il est impossible d'affirmer ici la présence de chloroplastes nettement différenciés. S'ils existent, ils sont peu nombreux et très petits.

L'eau iodée met dans certains cas en évidence un noyau faiblement coloré en jaune, petit, latéral, homogène et sans nucléolé visible. Les chloroplastes appartenant aux cellules végétatives de l'organe renferment peu d'amidon. Quelques grains minuscules isolés les uns des autres constituent tout le stock amylic des chloroplastes les plus gros. Les éléments sporogènes et les spores elles-mêmes, jusqu'au moment de leur mise en liberté, en sont totalement dépourvus.

Le rouge neutre ne m'a donné, dans le cas présent, aucun résultat appréciable. Le vert Janus paraît colorer certaines des plus petites granulations, mais leurs faibles dimensions empêchent d'être absolument affirmatifs.

L'action de l'acide osmique est difficile à préciser en ce qui concerne les cellules végétatives de l'organe et les éléments sporogènes. On sait en effet que toute granulation réfringente et petite s'éteint et paraît noire pour une mise au point déterminée. Par contre, il est certain que les granulations de

plus grande taille présentes dans la spore réduisent le réactif. Elles prennent progressivement une teinte grise, puis noire. La cutinisation et l'imperméabilité de la membrane rendent évidemment compte de cette lenteur dans la coloration.

Le sudan III confirme l'existence d'une notable quantité de graisse dans la spore. En solution dans l'acide lactique et à chaud, il pénètre rapidement la membrane et réunit en une grosse goutte centrale vivement colorée en rouge les gouttelettes éparses dans le cytoplasme (Pl. XI, fig. 24). Il est malheureusement impossible d'appliquer cette méthode à l'étude des cellules sporogènes. Elles sont trop fragiles et subissent, du fait de leur ébullition dans le réactif, une désorganisation violente qui ne permet pas d'en poursuivre l'étude.

Rhynchostegium Megapolitanum. — La spore mûre présente une structure analogue à ce que nous venons de voir chez *Funaria hygrometrica*. Je ne la décrirai pas à nouveau. Mais, outre les caractéristiques déjà indiquées, il est facile de mettre en évidence une ou plusieurs vacuoles toujours sphériques et se colorant constamment par le rouge neutre. Leur diamètre varie dans de faibles limites et paraît sans influence sur l'intensité de leur teinte.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Gasterogrimmia crinita* (fig. VI ; Pl. VII, fig. 1 et 3 ; Pl. IX, fig. 7 et 8). — Les dimensions réduites du sporophyte de *Gasterogrimmia crinita* permettent aisément d'obtenir des coupes longitudinales complètes et de suivre ainsi, de proche en proche, les modifications intervenant dans sa constitution cytologique.

Le placenta plonge profondément dans les tissus du gamétophyte, dont il est constamment distinct (fig. VI). Son assise superficielle forme autour de lui une gaine nettement différenciée constituée par des cellules dont les parois sont fortement épaissies, surtout du côté externe. Ces cellules sont assez régulières (Pl. VII, fig. 3). Elles renferment un protoplasme abondant chargé de granulations fuchsinophiles isodiamétriques. Il n'y a pas de chloroplastes, et les vacuoles sont généralement invisibles à cause de la densité du contenu granuleux. Dans certains cas cependant, les grains disposés

en ligne laissent soupçonner la présence de travées cytoplasmiques insinuées entre des vacuoles petites, nombreuses et assez régulières. Le noyau est central, souvent un peu déformé. Sa structure est normale.

La région profonde de l'organe est cytologiquement différente. Les cellules sont allongées, abondamment vacuolisées et pauvrement pourvues d'éléments fuchsinophiles, parmi lesquels se reconnaissent quelques chloroplastes, d'ailleurs assez peu développés et peu nombreux. C'est là la structure type de la cellule végétale, et nous la retrouverons, avec quelques modifications de détails, à mesure que nous nous

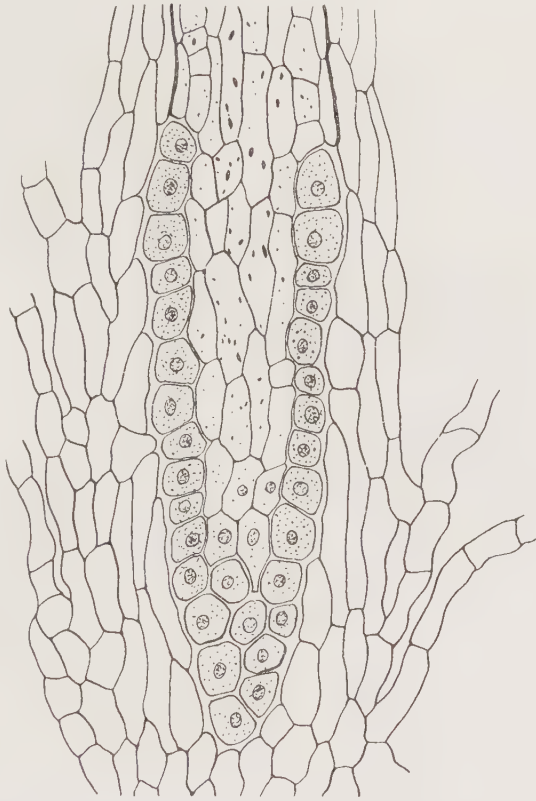


Fig. VI. — Région placentaire de *Gasterogrimmia crinita* (Regaud ; fuchsine acide, vert de méthyle).

élèverons vers le sporange. Au contraire, à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité distale du placenta, les cellules de la zone profonde perdent ces caractères et, par leur raccourcissement, par la disparition de leurs chloroplastes, par l'augmentation du nombre de leurs grains fuchsinophiles, par le développement plus grand de leur protoplasme qui entraîne une diminution concomitante de leurs vacuoles, elles finissent par se confondre, au niveau de la région apicale, avec les cellules de l'assise externe.

Les cellules du gamétophyte au niveau de la région placent-

taire paraissent s'allonger avec le placenta et l'accompagner dans son développement. Elles sont en effet étirées parallèlement à la longueur de l'axe. Leur constitution cytologique varie peu. Seuls les chloroplastes paraissent plus nombreux et plus abondamment pourvus d'amidon (Pl. VII, fig. 1). Il y a enfin lieu de noter que les cellules de l'assise la plus interne, immédiatement en contact avec le placenta, sont généralement écrasées et désorganisées ; mais le fait n'est pas constant.

La constitution de l'urne se retrouve à peu près exactement avec l'aspect observé sur le vivant. L'épiderme est à peu près complètement dépourvu de chloroplastes. Seules les cellules stomatiques en renferment en assez grand nombre. Ils sont alors bien développés et amylières. Les cellules sous-épidermiques forment un parenchyme à gros éléments vacuolisés. Les chloroplastes y sont rares et petits. Cette zone, dont l'épaisseur ne dépasse jamais deux assises cellulaires, se continue vers l'intérieur par une région très chlorophyllienne où les cellules sont littéralement bourrées de chloroplastes amylières. Celle-ci est assez épaisse, souvent lacuneuse dans sa région moyenne, et est limitée vers l'intérieur par une assise sans chloroplastes, à laquelle fait suite l'archesporium. Dans toutes ces cellules se retrouvent des grains mitochondriaux abondants, plus ou moins visibles selon la densité des chloroplastes.

Les cellules du tissu sporogène (Pl. IX, fig. 7) sont petites et à peu près cubiques. Leur protoplasme est hyalin et creusé de vacuoles assez grandes entre lesquelles se situent des éléments fuchsinophiles granuleux ou en courts bâtonnets. Les aspects en chapelet qui pourraient en imposer pour des chondriomites sont dus sans doute à cette disposition du protoplasme. Il n'y a pas de chloroplastes. Le noyau relativement volumineux est central, homogène et sans nucléole.

Les cellules de la columelle répondent à une structure analogue (Pl. IX, fig. 8) ; mais elles sont grandes et leur protoplasme est très vacuolisé. Le noyau central renferme un nucléole peu colorable. Aucun chloroplaste n'est visible, mais seulement des grains assez peu nombreux isolés et

sphériques. Toutefois, leur diamètre est quelque peu irrégulier.

Bryum caespitium (Pl. IX, fig. 13 et 14). — Le sporogone étudié ici renferme des spores âgées, dont la paroi, quoique mince, est déjà fortement cutinisée. Il en résulte une pénétration plus lente du fixateur, ce qui, joint à la présence dans les spores de vacuoles très développées, explique le mauvais état dans lequel on les trouve généralement. Leur contenu est presque toujours contracté à l'intérieur de la membrane ; cependant, chez certaines, cette contraction est assez peu marquée pour en permettre l'étude. On peut alors reconnaître aisément un noyau latéral homogène et un protoplasme plus ou moins vacuolisé renfermant des chondriosomes granuleux faiblement irréguliers, mais pas de chloroplastes proprement dits.

Les autres tissus constituant l'urne ont une structure analogue à ce que j'ai décrit plus haut, et je n'y reviendrai pas. Je noterai toutefois une plus grande abondance de chloroplastes dans les tissus épidermiques et sous-épidermiques. Les mêmes organites sont présents dans les cellules de la columelle, contrairement à ce qui se passe chez *Gasterogrimmia crinita*. L'un et l'autre fait s'expliquent peut-être par l'âge plus avancé du sporogone de *Bryum caespitium*.

Funaria hygrometrica (Pl. IX, fig. 5, 6 et 9). — La différenciation de l'archesporium a lieu de très bonne heure. Il est déjà parfaitement distinct dans les jeunes sporanges dont la longueur ne dépasse pas 1 millimètre. Il est alors formé de cellules régulières disposées sur une seule assise formant un cylindre creux. Les cellules qui le forment (Pl. IX, fig. 5 et 6) sont constituées par un cytoplasme très vacuolisé, à noyau central d'aspect homogène. Les travées protoplasmiques délicates reliant le noyau à la paroi de la cellule sont en général, — sans doute à cause de leur faible épaisseur, — privées d'éléments fuchsinophiles. Ceux-ci se trouvent le plus souvent groupés dans le protoplasme périnucléaire. Ils sont de dimensions variables. Certains, assez gros et ovoïdes, s'interprètent raisonnablement comme de petits plastes non amylières ; d'autres, petits et sphériques, sont

des mitochondries. Outre ces deux formes extrêmes, on trouve toute une série d'éléments fuchsinophiles d'aspect intermédiaire, dont la présence rend difficile un départ précis entre les deux catégories en question. Il n'y a pas de chondriocotes, et ici sans doute le retour à l'état mitochondrial se fait sans l'intermédiaire de ces derniers.

Les assises cellulaires tapissant extérieurement et intérieurement l'archesporium sont peu différentes de celles que je viens de décrire. On peut cependant noter que les éléments fuchsinophiles y sont moins abondants et les cellules un peu plus grandes. L'assise interne est continuée vers la columelle par des cellules qui se modifient peu à peu et offrent finalement l'aspect que j'ai déjà décrit à ce propos.

Vers l'extérieur, deux assises de cellules semblables à l'assise pérисporiale externe forment autour de l'archesporium un manchon continu. Elles passent sans transition à une assise formée de cellules plus grandes pourvues de chloroplastes amylières nombreux et très nets. Cette assise donne insertion aux travées cellulaires du tissu lacuneux chlorophyllien, dont en réalité elle fait partie. Sa structure cytologique est celle d'un tissu chlorophyllien normal. Je ne m'y attarderai pas.

L'archesporium se développe avec le massif où il est inclus, mais il garde sa structure et donne ainsi un tissu sporogène formé d'une seule assise de cellules toujours identiquement constituées. Ces cellules s'accroissent sans se diviser jusqu'à doubler leurs dimensions. A ce moment, des cloisons tangentielles interviennent, clivant assez rapidement en deux assises étroitement contiguës l'assise sporogène d'abord unique. Ainsi prennent naissance les cellules mères des spores. Elles sont à peu près cubiques. Leur noyau central est relativement gros et toujours sans nucléole apparent. Les vacuoles sont bien développées, quoique plus réduites que dans les cellules sporogènes. La diminution de volume des vacuoles entraîne par réciprocity une augmentation en quantité du protoplasme. Ce dernier renferme des grains fuchsinophiles à peu près isodiamétriques et très abondants. Il n'y a pas de chondriocotes.

Les parois entourant les cellules mères des spores se transforment et deviennent mucilagineuses. C'est dans ce milieu que les cellules en question s'accroissent et s'arrondissent (Pl. IX, fig. 9), puis subissent la méiose et donnent les spores. Celles-ci, bientôt isolées, s'arrondissent, épaississent leurs parois et la cutinisent. Au moment où débute cette cutinisation, les spores offrent un noyau latéral lenticulaire appliqué contre la membrane. Ce noyau est entouré d'une atmosphère protoplasmique renfermant la presque totalité des éléments cellulaires fuchsinophiles. Ceux-ci, — d'ailleurs peu nombreux, — rappellent par leur aspect les éléments présents dans les cellules archesporiales. Les plus développés sont, il est vrai, moins développés que ne le sont les petits plastes de ces dernières cellules, mais on retrouve entre eux et les mitochondries proprement dites tous les éléments intermédiaires déjà souvent décrits. Du protoplasme périnucléaire rayonnent vers le protoplasme pariétal des travées excessivement délicates, limitant les énormes cavités vacuolaires occupant la majeure partie de la spore. Quelques éléments fuchsinophiles peuvent être présents sur le parcours de ces travées, qui en sont cependant généralement dépourvues.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de BATAILLON). — *Funaria hygrometrica* (Pl. IX, fig. 10 et 11). — Toutes les cellules de l'urne renferment un noyau, et tout noyau renferme un nucléole. Ce nucléole est souvent irrégulier, étiré ou varié, et peut être remplacé, dans certains cas, par deux ou trois corpuscules analogues mais plus petits.

Les cellules de la zone sporogène ont une constitution analogue. Elles sont néanmoins plus petites. Leur protoplasme est plus dense et leur noyau relativement plus gros. Le nucléole est toujours unique et à peu près régulièrement sphérique (Pl. IX, fig. 10). Durant les mitoses, un fuseau apparaît, occupant presque la totalité du volume cellulaire. Les pôles sont larges et constamment dépourvus de corps centraux. Les chromosomes, bien plus réduits que dans le cas des mitoses spermatogènes, sont aussi plus abondants. Bien qu'il soit difficile de les compter en raison de leur densité et

de leurs dimensions minimales, ils donnent assez exactement l'impression d'être ici deux fois plus nombreux (Pl. IX, fig. 44).

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS (1).

Comme je l'ai déjà signalé au début de ce chapitre, la structure cytologique du sporophyte, malgré sa complexité apparente, est fort simple. Si l'on met à part le tissu sporogène et l'assise superficielle du placenta, toutes les autres cellules constituant l'individu diploïde présentent, en dépit de leurs formes diverses, les mêmes constituants morphologiques ; et, s'il est vrai que ces constituants varient quantitativement d'une région à l'autre, ils n'en sont pas moins toujours et partout représentés.

L'observation de ces cellules, grandes ou très grandes et simplement structurées, ne présentait aucune difficulté. Il était aisé d'en reconnaître tous les caractères. Aussi les discussions à leur sujet furent-elles insignifiantes. La littérature concernant ces régions est peu abondante, et je n'apporte moi-même que quelques détails nouveaux d'ordre secondaire.

La présence de chlorophylle dans les cellules végétatives du sporogone est un fait évident. C'est peut-être à cela qu'est due l'absence de toute étude détaillée les concernant. SAPEHIN, qui retrouve dans l'embryon et dans le sporophyte les chloroplastes présents, selon lui, dans l'œuf, ne donne pas de description cytologique individuelle des diverses régions topographiquement définies. MÜLLER voit des chloroplastes amyliifères dans la columelle et GOEBEL note au même endroit un contenu amylicé auquel il attribue un rôle nutritif.

Mes observations, quoique plus complètes, ne contredisent pas ces faits. Les cellules non sporogènes du sporogone renferment toujours un noyau, des vacuoles, des chloro-

(1) La rédaction du présent mémoire était achevée lorsque parut l'important travail de SENJANINOVA [1927] Il m'est impossible de l'analyser et de le discuter ici en détail. Je ne puis que noter, dans les « gonotokontes » de *Catharina undulata*, l'absence reconnue par l'auteur et, avant lui, par LEVITZKY (p. 468), des plastides décrits à ce niveau par SAPEHIN.

plastés et des grains mitochondriaux. Dans l'épiderme et dans la zone sous-épidermique, ces chloroplastes sont rares et petits (*Funaria* et *Gasterogrimmia*), sauf cependant dans les cellules stomatiques, où ils sont nombreux et bourrés d'amidon (*Gasterogrimmia*). Il convient cependant de noter que, dans l'urne de *Bryum*, les cellules de ces mêmes régions étaient abondamment pourvues de chloroplastes. Il est possible qu'il s'agisse là d'une différence spécifique ; mais il est probable que ces chloroplastes augmentent lorsque le sporogone approche de la maturité, comme le laisse supposer la présence dans le sporange considéré de spores à caractères adultes. Ces chloroplastes sont constamment accompagnés de mitochondries peu visibles sur le vivant, mais facilement reconnaissables dans les préparations colorées à la fuchsine.

La zone chlorophyllienne sous-jacente est homogène dans le pédoncule. Elle se subdivise dans l'urne en trois régions ne différant d'ailleurs que par leur densité. Les régions externes et internes sont, en effet, compactes, tandis que la région moyenne est lacuneuse. Mais leur constitution cytologique est identique. Les chloroplastes y sont très nombreux. Ils renferment peu d'amidon, et, dans la mesure où leur abondance le permet, on reconnaît entre eux des mitochondries.

L'assise la plus interne forme un manchon pérисporial constitué par des cellules plus régulières. Ces cellules ne diffèrent de celles que je viens de décrire que par la rareté des chloroplastes qu'elles renferment. Il n'y a d'ailleurs pas entre elles une solution de continuité brutale. Le passage s'opère insensiblement, d'une région à l'autre, par un accroissement du nombre des chloroplastes contenus dans les cellules.

La même disposition se retrouve au niveau de la columelle. Celle-ci débute également par un manchon endosporial dont la structure répond à celle du manchon pérисporial. Puis, à mesure que l'on avance vers l'axe de la columelle, les chloroplastes augmentent, du moins dans la mesure où la columelle elle-même en contient.

Il faut en effet remarquer que, s'il y a eu jusqu'à présent identité presque absolue de structure entre les trois espèces étudiées, il n'en est plus de même en ce qui concerne la columelle. C'est chez *Bryum caespitium* que les chloroplastes s'y retrouvent avec la plus grande abondance, et leur stock amylicé est alors très important. Chez *Funaria*, ils sont moins nombreux, et l'amidon est plus rare. Chez *Gastroglossia* enfin, les plastes proprement dits font totalement défaut ; mais on se trouve alors en présence d'un chondriome à grains irréguliers, dont les plus gros s'interprètent aisément comme des chloroplastes peu différenciés.

L'hypothèse exposée à propos de l'épiderme et de la zone sous-jacente garde ici toute sa valeur. Il est possible que de telles structures soient spécifiques. Mais il est plus probable qu'elles sont en rapport avec les âges divers des individus considérés. Chez *Funaria* et *Bryum*, voisins l'un et l'autre de la maturité, la formule chloroplastique est la même. Toutefois, la dernière espèce, plus avancée dans cette voie que l'autre, possède des chloroplastes plus abondants, tandis que, chez *Gastroglossia*, la columelle en voie d'accroissement n'a pu encore réaliser sa forme adulte et présente un chondriome non fixé dans sa forme analogue à celui que nous avons souvent noté dans les méristèmes.

Toutes les cellules du sporogone présentent, à côté des chloroplastes que je viens de décrire, des mitochondries impossibles à méconnaître dans les préparations fixées et colorées. Ces mitochondries correspondent, au moins en partie, aux grains réfringents vus sur le vivant. Mais il est probable que, parmi ces derniers, figurent en outre de petites gouttelettes d'huile.

La structure cytologique du placenta n'a, à ma connaissance, jamais été décrite. Je n'ai pu moi-même l'étudier que dans le sporophyte de *Glossia*. Chez cette espèce, le placenta est parfaitement défini par une assise qui le coiffe. Cette assise est formée de cellules cubiques et régulières. Leur paroi externe est épaissie vers l'extérieur et colorée en vert par le vert de méthyle, ce qui paraît indiquer une modification d'ordre chimique. Cette paroi épaisse ne présente

aucune ponctuation permettant au protoplasme des cellules embryonnaires d'entrer plus étroitement en rapport avec le protoplasme des cellules de l'organisme maternel. Malgré de soigneuses recherches, je n'ai rien trouvé qui ressemble, même de loin, aux plasmodesmes décrits par MANGENOT [1924] dans le placenta des Floridées. Il n'y a pas lieu de s'en étonner. Nous verrons en effet que, si les Muscinées se rattachent étroitement aux végétaux supérieurs, elles ne présentent que peu de points communs avec les Algues.

La constitution des cellules constituant l'assise superficielle du placenta est très simple. Leur protoplasme très abondant est bourré de mitochondries isodiamétriques, entre lesquelles se devinent des vacuoles réduites. Le noyau est homogène et paraît souvent quelque peu déformé.

Cette structure est certainement en rapport avec la physiologie de ces cellules. Elles ont maintenant perdu toute activité reproductrice, mais servant d'intermédiaire entre le gamétophyte nourricier et le sporophyte parasite, elles sont en quelque sorte hypertrophiées dans le sens de la nutrition. L'insignifiance du noyau et la prépondérance du chondriome appuient l'hypothèse qui fait de l'un le centre cinétique et de l'autre le centre trophique de la cellule.

Cette assise, qu'il convient donc d'appeler absorbante, est nettement définie vers la base du placenta (fig. VI). Elle est moins bien individualisée au niveau de la région apicale, et passe peu à peu, de l'extérieur vers l'intérieur et du sommet vers la base, à des cellules profondes qui se continuent avec la région axiale du pédoncule et, plus haut, avec la columelle.

Cette évolution se résume en une augmentation des vacuoles accompagnée par une diminution parallèle du protoplasme et des mitochondries, dont certaines se différencient en petits chloroplastes. Les cellules qui en résultent ont, par conséquent, une structure identique à celle que j'ai décrite pour la columelle. Je n'y reviendrai pas.

L'archesporium se différencie de très bonne heure. Il est d'abord constitué par une seule assise de cellules peu différentes des cellules voisines. Soit que les tout premiers stades m'aient échappé, soit que les choses se passent différemment

dans les espèces étudiées par moi, je n'ai pas retrouvé dans ces cellules les chloroplastes abondants signalés par W.-P. SCHIMPER [1857] et MULLER [1867]. SCHIMPER avait d'ailleurs, d'accord en cela avec HOFMEISTER, décrit précédemment chez les Mousses des cellules archesporiales à cytoplasme granuleux.

J'ai pour ma part reconnu dans ces cellules un gros noyau central et un chondriome hétérogène. Chez *Funaria*, ce dernier est constitué par tout un échelonnement de formes allant de la mitochondrie jusqu'au petit plaste. Chez *Gastrogriemia*, on ne retrouve que des mitochondries et de très courts bâtonnets. Ces deux types de chondriome nous sont déjà connus. Ce sont des chondriomes de cellules génératrices, et les cellules qui les renferment le sont en effet, puisqu'en se divisant elles engendrent le tissu sporogène. Leurs cloisonnements répétés dans le sens radial permettent tout d'abord à l'archesporium de s'accroître en hauteur et en diamètre. Puis leur clivage longitudinal accroît son épaisseur. Les cellules sporogènes ainsi formées sont peu différentes des cellules archesporiales. Cependant le noyau est sensiblement moins gros ; de plus, il est homogène. Enfin le chondriome est uniquement constitué par des mitochondries, et, à ce stade, aucun élément figuré de la cellule ne peut s'interpréter comme un plaste. Le chloroplaste unique décrit par SAPEHIN dans les cellules sporogènes où il jouerait le rôle de centrosome ne peut être que le résultat d'un défaut de technique ou d'une erreur d'interprétation.

Je n'ai pas suivi les phénomènes cytologiques accompagnant la méiose. Il semble qu'ils soient importants. En effet, les cellules résultant de la réduction chromatique sont identiques à ce qu'était la sporogonie. Je n'ai jamais pu y déceler les substances amylacées dont parle HOFMEISTER. Les chloroplastes y sont toujours absents. Je n'ai pu en découvrir aucun, même incolore, comme le décrit SAPEHIN. Par contre, il est certain que l'huile signalée par cet auteur existe à ce stade. On peut même affirmer maintenant qu'elle se trouve déjà aux stades précédents. Il est en effet possible de suivre l'évolution des grains réfringents qui y ont été signalés.

Ces grains augmentent en nombre, et les dimensions de certains s'exagèrent au point que le noyau est complètement masqué. Mais, grâce à cet accroissement en volume, on peut reconnaître avec certitude leur valeur. Ce sont des gouttes d'huile qui se retrouveront désormais dans la spore jeune et dans la spore mûre, comme SCHIMPER, HOFMEISTER et SAPEHIN l'ont successivement reconnu.

La spore mûre présente un noyau petit et lenticulaire appliqué contre la membrane. Le protoplasme se dispose en travées rayonnantes à partir de ce noyau. Les cavités ainsi déterminées correspondent en partie à l'emplacement précédemment occupé par les globules gras dissous au cours de l'inclusion et du montage. Mais il y a aussi des vacuoles colorables vitalement par le rouge neutre.

Les travées protoplasmiques renferment un chondriome analogue à celui que j'ai décrit dans l'archesporium. Après avoir subi une régression complète, le chondriome évolue vers le type plaste-mitochondrie. Mais, dans les exemples que j'ai étudiés, les chloroplastes demeurent minimes et toujours privés d'amidon. Il est néanmoins possible que les chloroplastes soient plus abondants, comme SCHIMPER l'a décrit pour les Mousses et les Sphaignes. Mais il paraît douteux que le type de spore à chloroplaste unique décrit par SAPEHIN soit jamais réalisé autrement que par hasard.

Le noyau des cellules sporogènes possède un caryosome toujours unique. Bien que je n'ai pas exactement suivi tous les stades de la mitose, il paraît probable qu'elle se réalise selon le même processus qui entre en jeu dans la spermatogénèse, et, sans doute, le caryosome présent ici répond aussi à une caryosphère. Il est dans tous les cas certain que les stades de caryocinèse retrouvés dans le tissu sporogène se superposent exactement aux stades correspondants notés dans le tissu spermatogène. Le fuseau est en tous points semblable. Ses pôles sont larges et dépourvus de corps centraux. Seuls les chromosomes sont plus petits et plus nombreux que dans le gamétophyte, ce qui est en accord avec les idées admises au sujet de la réduction chromatique.

QUATRIÈME PARTIE

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES HÉPATIQUES

Espèces étudiées :

Pellia Fabroniana (Radd.) Radd.

Marchantia polymorpha (L.) L.

Lunularia cruciata (Mich.) Dum.

Fegatella conica (Radd.) Cord.

Anthoceros lævis (L.) L.

CHAPITRE PREMIER.

Spermatogenèse et spermatozoïde.

§ I. — HISTORIQUE.

Les premiers détails précis concernant le spermatozoïde des Hépatiques furent donnés par THURET [1851], qui reconnut chez *Pellia epiphylla* deux cils antérieurs très fins et une masse postérieure renfermant des grains animés du mouvement brownien (1).

La même année, HOFMEISTER [1851] retrouve ces deux flagelles chez le spermatozoïde de *Pellia epiphylla* (2). De plus, il voit chez *Frullania dilatata* chaque spermatozoïde se former isolément dans une cellule unique à contenu muqueux. Ces cellules forment au centre de l'anthéridie un massif homogène entouré par des cellules tabulaires contenant de la chlorophylle (3). Chez *Riccia glauca*, les cellules centrales ont, comme dans l'espèce précédente, un contenu muqueux et trouble. Mais les cellules pariétales sont hyalines (4).

SCHACHT [1852] note que le corps du spermatozoïde prend par l'iode une coloration jaune (5) analogue à celle que prend le noyau de la spermatide sous l'action du même réactif. Comme, d'autre part, il est impossible de retrouver ce noyau là où le spermatozoïde est formé, l'auteur en déduit que le corps du spermatozoïde en dérive (6).

Les cellules contenues par l'anthéridie jeune de *Pellia epiphylla* renferment à la fois des grains se colorant en jaune

(1) P. 23.

(2) P. 16.

(3) P. 35.

(4) P. 46.

(5) *Plagiochila asplenoides*, p. 110 ; *Pellia epiphylla*, p. 112.

(6) P. 112.

et des grains se colorant en bleu par l'eau iodée. Cette coloration bleue se retrouve au niveau de la plaque (*Scheibe*) annexée à la partie postérieure du spermatozoïde (1). Cette plaque qui, évidemment, n'a rien de commun avec le filament spiral, représente pour l'auteur la membrane de la cellule où s'est formée le spermatozoïde (2).

Chez *Haplomitrium Hookeri*, on retrouve, adhérent à une extrémité du spermatozoïde, une boule de mucus correspondant au disque de *Pellia* et qui, ici encore, doit dériver de la cellule ayant donné naissance au spermatozoïde (3).

Le travail de GUIGNARD [1889] marque une étape nouvelle dans cette série d'études. Il substitue en effet à une observation vitale grossière l'examen de matériel fixé et coloré, obtenant ainsi des résultats plus précis. Il signale dans la spermatide de *Pellia epiphylla* l'absence de nucléole distinct à l'intérieur du noyau (4). Il décrit ensuite l'allongement de ce dernier, qui devient réniforme et contre lequel les granulations cytoplasmiques s'accumulent, formant un revêtement irrégulier sur sa surface postéro-interne. Ces granulations ne renferment pas d'amidon (5). Au moment de sa mise en liberté, le spermatozoïde présente à ce niveau une vésicule protoplasmique sans amidon, dont les granulations les plus grosses sont soudées au noyau.

La même évolution se retrouve, à quelques détails près, dans la spermatogenèse d'*Anthoceros lævis* (6). Les variations qui s'y manifestent sont d'ordre secondaire et sans intérêt ici.

SCHOTTLANDER [1893] voit dans le noyau des cellules végétatives d'*Aneura pinguis* un nucléole rouge. Il retrouve des granulations se colorant de même dans le noyau des cellules spermatogènes (7). Ces granulations, qui proviennent sans doute de la fragmentation du nucléole, disparaissent avec le temps. L'auteur n'a pas vu de centrioles, mais n'affirme pas leur absence (8).

(1) P. 111.

(2) P. 111.

(3) P. 113.

(4) P. 18.

(5) P. 20.

(6) P. 22-23.

(7) P. 283.

(8) P. 284.

Chez *Marchantia polymorpha*, la spermatide présente un noyau latéral homogène coloré en bleu sans rien qui rappelle le ou les nucléoles présents dans la cellule végétative (1). Par contre, on voit deux corpuscules rouges appliqués contre le noyau et une rangée de granulations de même couleur immédiatement situées contre la membrane. Ces granulations de valeur incertaine sont petites. Cependant l'une d'entre elles, plus grosse que les autres, en est nettement distincte (2).

Il y a des centrosomes à tous les stades. Aussi l'auteur admet-il la valeur centrosomienne des deux corpuscules paranucléaires ci-dessus décrits (3). Ces centrosomes se retrouveraient plus tard en rapport avec les cils.

Du travail peu important de MIYAKE [1899], je retiendrai simplement que le corps du spermatozoïde coloré en bleu correspond au noyau, tandis que ses extrémités, dont la postérieure est plus épaisse, se colorent en rose et sont par conséquent protoplasmiques.

Les résultats obtenus par IKENO [1903] à propos de la spermatogenèse de *Marchantia polymorpha* ne diffèrent pas essentiellement de ceux de SCHOTTLANDER. Ces cellules spermatogènes ont un cytoplasme dense où se reconnaît un noyau à membrane épaisse et de petites vacuoles (4). Des corps d'origine nucléaire (5), dont l'auteur admet la valeur centrosomienne (6), bien qu'il ne les retrouve pas constamment aux pôles du fuseau (7), apparaissent au début de la cinèse (8) pour disparaître avant le stade du dispirème (9). Ils persistent néanmoins après la dernière mitose, s'allongent et jouent le rôle de blépharoplaste (10).

Après la formation de la spermatide, un corps rond et chromophile y apparaît (11). Il est d'origine imprécise. Peut-être sort-il du noyau (12). Dans tous les cas, l'auteur l'assimile assez volontiers au *chromatoïde Nebenkörper* des cellules animales (13). Ce corps disparaît au moment où le spermatozoïde s'allonge (14).

(1) P. 286.

(2) P. 286.

(3) P. 298.

(4) P. 68.

(5) P. 72.

(6) P. 69.

(7) P. 70.

(8) P. 69.

(9) P. 71.

(10) P. 76.

(11) P. 76.

(12) P. 77.

(13) P. 78.

(14) P. 79.

JOHNSON [1904] admet chez *Monoclea Forsteri* l'origine nucléaire du spermatozoïde. Les chromosomes, toujours présents dans le noyau, s'allongent et s'incurvent avec lui. Ils se retrouvent dans le spermatozoïde mûr (1) et forment alors un faisceau allongé dans le sens de sa longueur (2). L'auteur n'a pas vu de blépharoplastes (3).

BOLLETER [1905] décrit chez les cellules spermatogènes de *Fegatella conica* un protoplasme très vacuolisé (4). L'auteur n'a pas vu de centrosomes dans le matériel fixé par l'alcool (5), au moment des cinèses. Mais, comme il en trouve par la suite lors de la formation du spermatozoïde, il ne doute pas de leur existence (6). Au moment où ces centrosomes s'allongent, un corps rond et gros se colorant comme eux apparaît. C'est le *chromatoïde Nebenkörper* d'IKENO, qui sert vraisemblablement à former le *Verbindungsstück* unissant centrosome et noyau (7). Le protoplasme forme à l'extrémité postérieure du spermatozoïde une vésicule qui finit par disparaître totalement (8).

Chez *Riccia natans*, LEWIS [1906] reconnaît dans les cellules spermatogènes des jeunes anthéridies un cytoplasme finement granuleux (9). Après la dernière division, le noyau devient latéral et homogène, puis il s'allonge et, dans quelques cas, une vacuole apparaît dans le cytoplasme (10). Il n'y a pas de corps sphériques, tels que ceux décrits par IKENO chez *Marchantia* (11). Des corpuscules centrosomoides naissant *de novo* à chaque division se trouvent aux pôles du fuseau. Ils ne sont pas d'origine nucléaire (12) et disparaissent pendant la division. Après la formation de la spermatide, ce corps ne disparaît pas (13), et les cils se développent insérés sur lui (14).

ESCOYEZ [1907] reprend une fois encore l'étude de la spermatogenèse de *Marchantia polymorpha*. Ses conclusions diffèrent peu de celles d'IKENO. Les cellules spermatogènes sont plus grandes au début de l'évolution du tissu spermato-

(1) P. 492.

(2) P. 493.

(3) P. 492.

(4) P. 348.

(5) P. 348.

(6) P. 349.

(7) P. 349.

(8) P. 350.

(9) P. 426.

(10) P. 430.

(11) P. 430.

(12) P. 427.

(13) P. 429.

(14) P. 430.

gène qu'à un stade ultérieur. Elles contiennent un cytoplasme abondant, sans grandes nucléoles, mais où l'on trouve parfois des granules irréguliers en nombre et en distribution (1). Dans la cellule spermatogène de dernière génération, le cytoplasme est plus homogène, et sa structure paraît réticulée (2). Les corps chromophiles destinés à fonctionner comme blépharoplastes apparaissent seulement au moment de la dernière cinèse (3). Ils sont situés aux pôles du fuseau (4).

Outre ces corps, l'auteur note dans certains cas la présence de deux corpuscules situés dans le cytoplasme à la hauteur de l'équateur fusorial. Il admet leur relation possible avec le *Nebenkörper* décrit par IKENO (5).

L'année 1911 vit la publication presque simultanée des mémoires de WOODBURN et de WILSON.

WOODBURN [1911] décrit chez *Porella* des cellules spermatogènes grandes. Leur cytoplasme alvéolaire ou fibrillaire renferme des grains variables en nombre et en dimensions (6), dont les plus grands paraissent être des gouttes d'huile (7). Les vacuoles, lorsqu'elles sont présentes, sont elles aussi plus ou moins abondantes et plus ou moins développées. Le noyau renferme un nucléole grand et entouré par un espace clair (8). Les grains cytoplasmiques sont répartis durant la prophase à des niveaux quelconques. Ils sont envacuolés ou non, mais il n'y a rien qui rappelle un centrosome (9). Le nucléole cesse d'être visible dans le noyau peu avant la dernière division (10). A ce moment, le cytoplasme est finement et régulièrement granuleux (11). Le noyau succédant à la dernière division est homogène, et aucun nucléole n'y réapparaît (12). Par contre, on peut distinguer un blépharoplaste allongé d'origine probablement cytoplasmique (13). Le noyau aussi s'allonge, et le protoplasme se réunit en grains grossiers de son côté concave (14). La vésicule cytoplasmique est homogène (15).

Chez *Marchantia*, les cellules spermatogènes sont peu

- | | | |
|-----------------------------|--------------|--------------|
| (1) P. 250, fig. 9, 11, 12. | (6) P. 302. | (11) P. 305. |
| (2) P. 249. | (7) P. 303. | (12) P. 307. |
| (3) P. 248, 253. | (8) P. 302. | (13) P. 307. |
| (4) P. 249. | (9) P. 303. | (14) P. 308. |
| (5) P. 250. | (10) P. 303. | (15) P. 308. |

différentes de celles de *Porella*. Leur cytoplasme assez régulièrement granulaire (1) renferme un noyau dont le nucléole est invisible (2). Il n'y a pas de centrosome vrai. Cependant un ou plusieurs granules pouvant recevoir tout ou partie des fibres fusoriales occupent les pôles largement étalés du fuseau (3). Ces granules ne sont pas issus du noyau (4) et disparaissent généralement peu après la métacinèse (5). Le spermatozoïde mûr présente un blépharoplaste d'origine cytoplasmique et une vésicule postérieure plus distincte que chez *Porella* (6).

Chez *Fegatella* et *Asterella*, les faits sont à peu près identiques. Il y a simplement lieu de noter que, chez *Fegatella*, la vésicule protoplasmique diffère par ses dimensions.

WILSON [1911] décrit chez *Pellia* des cellules spermatogènes dont le cytoplasme alvéolaire contient des granules peu nombreux ou peu colorables (7). La quantité de chromatine présente dans le noyau augmente au moment où celui-ci va se diviser, et les fuseaux sont dépourvus de centrosomes jusqu'au moment où les cellules spermatogènes sont au nombre de trente (8). Le blépharoplaste apparaît dans la spermatide et commence à s'allonger. A ce moment, le noyau devient homogène et s'allonge à son tour (9). Dans cette même spermatide, deux autres structures sont présentes : un « corps accessoire » correspondant peut-être au *Nebenkörper* décrit par IKENO et une « limosphère » trois ou quatre fois plus grande que le blépharoplaste et dont la superficie se colore plus fortement que le centre. L'une et l'autre de ces structures sont d'origine imprécise et disparaissent bientôt sans paraître participer à la formation du spermatozoïde (10).

CLAPP [1912], chez *Aneura pinguis*, note simplement la transparence des cellules-mères des spermatozoïdes et l'absence de centrosomes durant toute l'évolution du tissu spermatogène (11).

(1) P. 304.

(2) P. 305.

(3) P. 306.

(4) P. 307

(5) P. 306.

(6) P. 309.

(7) P. 437.

(8) P. 437.

(9) P. 443.

(10) P. 443.

(11) P. 481.

WOODBURN [1913] note également cette absence complète de centrosome dans le tissu spermatogène de *Blasia pusilla* (1), dont par ailleurs le cytoplasme est finement granuleux (2). Le blépharoplaste apparaît dans le cytoplasme sous forme d'un granule défini (3). Il n'y a rien qui corresponde au *Nebenkörper* d'IKENO ni à la « limosphère » de WILSON (4). Aucune portion de chromatine, si minime soit-elle, ne sort du noyau (5).

La même année, BLACK [1913] reconnaît dans la cellule initiale de l'anthéridie de *Riccia Frostii* un contenu plus dense que dans les cellules voisines (6). Plus tard, les cellules spermatogènes présentent un cytoplasme uniformément granulaire (7). Pendant les cinèses, il y a des granules aux pôles des fuseaux, mais il y en a aussi dans le cytoplasme, et au moment de la division diagonale ils peuvent être multiples (8). Ce ne sont pas des facteurs constants de la mitose, et ils n'ont pas de continuité génétique. Lorsque la spermatide est formée, le blépharoplaste apparaît de nouveau au niveau de l'un de ses angles (9), pendant qu'une vacuole se creuse dans le protoplasme; à l'opposé du noyau. Celui-ci, devenu homogène (10); commence alors à s'incurver autour de cette vacuole (11). Le spermatozoïde mûr conserve souvent une petite vésicule cytoplasmique (12).

SCHERRER, dans deux notes successives [1913 et 1914]; décrit soigneusement la spermatogenèse chez *Anthoceros*. Une cellule du thalle, distinguée par son contenu plus dense, s'arrondit, s'accroît et se divise en plusieurs cellules-filles, dont chacune est une initiale anthéridienne (13). Chacune de ces cellules, plus vacuolisée à la base et plus dense à son sommet (14), renferme un noyau, un chromatophore et des chondriosomes (15). Le chromatophore paraît cependant manquer dans certains cas (16).

(1) P. 97.

(2) P. 96.

(3) P. 97.

(4) P. 99.

(5) P. 100.

(6) P. 515.

(7) P. 522.

(8) P. 523.

(9) P. 527.

(10) Voir fig. 74, 77, 80.

(11) P. 524.

(12) P. 525.

(13) [1914], p. 15.

(14) [1914], p. 15.

(15) [1913], p. 497; [1914], p. 15.

(16) [1913], p. 497.

L'initiale anthéridienne se développe en un massif de cellules, qui différencie une assise superficielle pariétale et un tissu profond spermatogène. Chaque cellule pariétale ainsi formée renferme constamment un chromatophore (1). Il est, par contre; impossible d'en retrouver la moindre trace dans les cellules spermatogènes où se voient seulement des chondriosomes (2). On peut suivre ces derniers durant plusieurs générations. Cependant il est difficile d'affirmer leur existence dans la spermatide à cause de l'exiguïté de la cellule et de la grosseur du noyau (3).

Le mode de disparition des chromatophores dans les cellules spermatogènes demeure problématique. Lorsque la cellule anthéridienne se clive en une cellule superficielle et une cellule profonde, le chromatophore qu'elle contient peut ou bien se diviser lui aussi, et alors le chromatophore-fils de la cellule spermatogène se résorbe, ou bien conserver son intégrité et demeurer confiné dans la cellule pariétale. Malgré l'impossibilité où il se trouve de rien affirmer, l'auteur penche pour cette deuxième hypothèse (4).

L'important mémoire publié par MOTTIER [1918] ne renferme que peu de détails se rapportant strictement à la spermatogenèse des Hépatiques. Il signale cependant, chez *Marchantia*, que les chloroplastes disparaissent, dès les premiers stades, au niveau des cellules centrales donnant le tissu spermatogène. Ces chloroplastes ne réapparaissent plus. Par contre, des chondriosomes en forme de grains ou de courts bâtonnets sont présents dans ce tissu à tous les stades et jusqu'à la dernière division cellulaire (5).

Chez *Anthoceros lævis*, les chondriosomes du tissu spermatogène sont analogues à ceux qui viennent d'être décrits chez *Marchantia*, leur présence est néanmoins douteuse dans les spermatozoïdes. Cependant l'auteur y reconnaît un bâtonnet très apparent qu'il interprète comme un blépharoplaste (6),

(1) [1913], p. 497 ; [1914], p. 17.

(2) [1914], p. 16.

(3) [1913], p. 497 ; [1914], p. 18.

(4) [1914], p. 17.

(5) P. 100.

(6) P. 100.

sans oser pourtant affirmer qu'il ne s'agit pas là d'un chondriosome (1).

En 1922, parut un travail posthume de WOODBURN. Ce travail, sur l'importance duquel j'aurai à revenir, demeura malheureusement inachevé. Il a trait à la spermatogenèse d'*Asterella hemispherica*. Les cellules spermatogènes présentent chez cette espèce un protoplasme parsemé de granulations tantôt également, tantôt inégalement réparties, et ayant alors l'aspect d'amas plus ou moins réguliers et plus ou moins denses (2). Le noyau au repos renferme un nucléole qui paraît s'agrandir par concentration à son niveau de la chromatine nucléaire. Ce nucléole devient ensuite moins densément arrangé; et ainsi se forment les chromosomes (3). Il n'y a pas de centrosomes, mais des capuchons polaires formés de granulations semblables à celles qu'on peut trouver dans d'autres régions du cytoplasme. Ces capuchons et ces granulations paraissent à l'auteur être formées *de novo* comme le sont les fibres du fuseau.

Deux ans plus tard, BAGCHEE [1924] donna une étude succincte de la spermatogenèse d'*Anthoceros larvis*. Quoique incomplet à bien des égards, ce travail offre quelques détails à retenir. En ce qui concerne les figures mitotiques, l'auteur décrit des pôles indifféremment aigus ou larges, sans capuchons polaires ni structures cytoplasmiques spécialisées (4). Le blépharoplaste naît *de novo* à partir d'une masse de chromatine « extruse ». Il disparaît aussitôt que les cils sont visibles autour du jeune spermatozoïde (5). Notons enfin que, pour cet auteur, la substance mucilagineuse enveloppant les spermatides n'est pas seulement due à la désintégration de la paroi cellulaire préexistante, mais aussi à l'activité métabolique de la jeune spermatide, qui paraît, dans une certaine mesure, contribuer à son accroissement (6).

Ce travail de BAGCHEE clôtura la série de ceux que l'on pourrait nommer « antérieurs à la période mitochondriale ». Cette période fut inaugurée la même année, en ce qui concerne

(1) P. 101.

(2) P. 536.

(3) P. 537.

(4) P. 107.

(5) P. 108.

(6) P. 108.

la spermatogenèse des Hépatiques, par P.-A. DANGEARD [1924], qui reprit l'étude de *Marchantia polymorpha*. Les détails qu'il donne à ce sujet sont d'ailleurs fort succincts. Il y a, dès le début de l'évolution du tissu spermatogène, des « cytosomes » et des plastes dans chaque cellule de ce tissu. Ces plastes se transmettent de cellule à cellule. On les retrouve jusque dans les spermatides (1). Les vacuoles suivent une destinée analogue. On en retrouve au moins une annexée au spermatozoïde, et son contenu colloïdal précipité correspond au « percnosome » décrit par ALLEN [1917] chez *Polytrichum juniperinum* (2).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL FIXE (méthode de REGAUD). — *Marchantia polymorpha* (Pl. V, fig. 7 à 10). — L'anthéridie jeune réalise un massif cellulaire allongé porté par un pédoncule trapu et court (Pl. V, fig. 7). Les cellules constituant ce pédoncule sont peu différentes des cellules végétatives voisines. Le cytoplasme est abondamment vacuolisé et renferme un noyau central. Mais, à ce niveau, les chloroplastes sont très rares sinon absents, et les éléments généralement seuls visibles dans le protoplasme sont des grains et des filaments représentant sans doute les chloroplastes absents.

Par contre, les cellules formant le corps même de l'anthéridie possèdent toutes un matériel chloroplastique abondant. Ces chloroplastes paraissent entièrement colorés en noir par l'hématoxyline, ce qui dénote sinon une absence totale d'amidon, du moins une coque chloroplastique suffisamment épaisse pour masquer le noyau amylicé central, dont les dimensions sont alors minimales. Les chloroplastes sont généralement ovoïdes ou ellipsoïdaux. Certains cependant s'allongent davantage, et les bâtonnets arqués disposés parallèlement à la surface de certains noyaux en dérivent à peu près certainement.

(1) P. 270.

(2) P. 271, en note.

A côté de ces chloroplastes, se retrouvent constamment des grains mitochondriaux affectant assez souvent une disposition en chapelet, sans qu'il soit possible d'affirmer que cet aspect est dû à la fragmentation de chondriocotes plutôt qu'à l'alignement passif de grains préexistants.

Les cellules de l'assise externe différenciée dans le sens pariétal gardent à peu de chose près cette structure (Pl. V, fig. 9). On y retrouve un protoplasme vacuolisé, un noyau, des mitochondries et des chloroplastes. Il y a simplement lieu de noter que ces derniers n'ont jamais l'aspect de chondriocotes et que, chez les anthéridies plus développées, ils sont pourvus d'un gros grain d'amidon. La structure des cellules spermatogènes varie au contraire notablement. Peu après leur différenciation, on n'y retrouve plus aucun chloroplaste différencié (Pl. V, fig. 8). On ne reconnaît dans le cytoplasme que quelques grains et des filaments irréguliers et variqueux incurvés autour du noyau, auquel ils forment souvent deux capuchons diamétralement opposés.

Ces filaments, qui représentent à n'en pas douter les anciens plastes, disparaissent à leur tour, et le chondriome de la cellule comprend alors (Pl. V, fig. 10) simplement des grains souvent alignés en file, qu'un examen superficiel pourrait faire interpréter comme des chondriocotes, mais qui sont en réalité, ainsi qu'on le verra mieux encore chez *Fegatella conica*, de pseudo-chondriomites épousant la disposition du protoplasme ambiant.

Le noyau diminue peu, tandis que la cellule devient de plus en plus petite, et il finit par occuper la majeure partie du volume de celle-ci. Le nucléole se réduit de plus en plus, présentant assez fréquemment l'aspect mûriforme ou segmenté que j'ai déjà décrit chez *Mnium spinosum* et chez *Mnium affine*. Finalement il disparaît, et les cellules spermatogènes des dernières générations renferment un noyau parfaitement homogène.

Fegatella conica (Pl. X, fig. 4, 6 et 7). — Les premiers stades de l'évolution de l'anthéridie sont analogues à ce que je viens de décrire chez *Marchantia polymorpha*. Mais les vacuoles, plus nombreuses et plus développées ici que dans

le cas précédent (1), entraînent chez les grandes cellules des premières générations spermatogènes une contraction qui en rend l'étude difficile. Dans les stades suivants, le protoplasme plus dense conserve plus aisément, malgré l'action plasmolysante du fixateur, sa disposition originelle. On reconnaît alors dans des cellules à peu près cubiques un protoplasme hyalin creusé de vacuoles arrondies. Le matériel mitochondrial est représenté par des grains isodiamétriques, souvent alignés le long des travées intervacuolaires ou parallèlement au noyau (Pl. X, fig. 4). Ce dernier, parfaitement homogène, présente un aspect peu différent de celui du protoplasme. Il en a la transparence et la coloration et ne s'en distingue que par l'absence de vacuoles et de chondriosomes.

Après un certain nombre de divisions réduisant sensiblement les dimensions des cellules spermatogènes, la dernière division intervient. Elle est diagonale. Les spermatides qui en résultent ont donc une section triangulaire (Pl. X, fig. 7), qui permet de les reconnaître à coup sûr. Le noyau toujours central n'a pas changé d'aspect, mais il a changé de forme. Il est hémisphérique et se moule ainsi à peu près sur la cellule qui le contient. Le protoplasme est à peu près réduit à une mince pellicule revêtant le noyau. Il est néanmoins un peu plus abondant dans les régions de la cellule laissées libres par ce dernier, c'est-à-dire aux angles. C'est là que se retrouve la presque totalité des chondriosomes. Ils sont maintenant très inégaux, et l'un d'eux, généralement plus gros que les autres, se situe au niveau d'un angle dans la région protoplasmique non occupée par le noyau (Pl. X, fig. 6 et 7). Il n'y a là d'ailleurs rien d'autre qu'une répartition topographique passive de ces éléments, qui paraissent, sur une coupe optique correspondant à la spermatide vue de profil (Pl. X, fig. 7), occuper l'un des angles situés à la base du triangle isocèle schématiquement réalisé par cette coupe.

(1) Cette abondance et ce développement des vacuoles est sans doute en rapport avec le mode de vie semi-aquatique de cette Hépatique. On peut présumer aussi que ses cellules, en contact habituel avec l'eau, ont une pression osmotique plus faible tendant à s'équilibrer avec celle du milieu extérieur. D'où la plasmolyse violente réalisée par l'immersion dans le fixateur.

Le matériel que j'ai étudié n'offrait pas de stade plus évolué. Il m'est donc impossible d'affirmer ici que ces grains de dimension plus grande résultent de la coalescence de mitochondries d'abord isolées et sont le prélude d'une fusion totale du chondriome en un corps mitochondrial. C'est là cependant l'hypothèse la plus légitime, et les faits observés chez *Pellia Fabroniana* et exposés dans le paragraphe suivant viennent à son appui. Il faut cependant considérer comme possible la formation de ces grains géants par simple accroissement de mitochondries préexistantes.

Pellia Fabroniana (Pl. X, fig. 3, 5, 9 à 18). — Les cellules spermatogènes ont une constitution qui diffère peu de celle décrite à propos des espèces précédentes. Les premiers stades observés correspondent à de grandes cellules dont la région centrale est occupée par un gros noyau pourvu d'un nucléole fuchsinophile arrondi (Pl. X, fig. 3). Le protoplasme est creusé de vacuoles assez nombreuses et bien développées. Le chondriome comprend des grains mitochondriaux toujours présents, et, côte à côte ou séparément, de petits plastes non amylières et des chondriocontes. Ces deux dernières catégories d'éléments sont sans doute apparentées l'une à l'autre, bien qu'il soit difficile de l'affirmer. Les chloroplastes perdent en effet leur amidon avant de charger de forme et, s'ils s'étirent ensuite en chondriocontes, on ne retrouve pas le long de ces derniers les petites vésicules amyliées qui permettraient d'établir de façon absolue leur ascendance.

Quel qu'en soit d'ailleurs le processus, les plastes et les chondriocontes disparaissent, et il est impossible d'en retrouver aucun dans les cellules appartenant aux dernières générations spermatogènes. Chez ces dernières, le noyau, toujours arrondi, occupe presque tout le volume de la cellule (Pl. X, fig. 5). Il est maintenant tout à fait homogène et sans nucléole apparent. Le protoplasme est réduit à une mince couche bourrée de mitochondries serrées les unes contre les autres et souvent contiguës. Cependant, parmi elles, apparaissent quelques espaces plus clairs correspondant vraisemblablement à des vacuoles minimes. La division diagonale donnant naissance aux spermatides a lieu dans une cellule ainsi constituée.

Les cellules qui en résultent rappellent trait pour trait celles que j'ai décrites chez *Fegatella conica*. Ici encore, le noyau occupe la majeure partie de la spermatide, et c'est dans les espaces demeurés libres au niveau des angles que le chondriome se réunit et se fusionne en un ou plusieurs corps mitochondriaux de forme irrégulière et de densité variable (Pl. X, fig. 9).

Le résultat définitif de cette coalescence est la production d'un corps mitochondrial unique (Pl. X, fig. 10 à 15 et 17). Il est situé en un point quelconque de la spermatide, dont l'aspect est maintenant parfaitement homogène et dans laquelle il n'est pas possible de distinguer le protoplasme du noyau (Pl. X, fig. 11 et 12). A ce moment, ce corps mitochondrial, à peu près régulièrement ellipsoïdal, présente une région centrale claire correspondant à un grain d'amidon. C'est donc un véritable amyloplaste résumant en cet instant précis la totalité du chondriome de la spermatide (Pl. X, fig. 10 à 15 et 17).

Celle-ci évolue assez rapidement. Un liséré rouge apparaît sur son bord externe, l'encerclant plus ou moins complètement. Le corps du spermatozoïde se dessine avec une teinte verte plus marquée à la périphérie de la cellule (Pl. X, fig. 13). A un stade ultérieur, il s'individualise mieux encore et prend par le vert de méthyle une teinte analogue à celle du noyau de la spermatide, ce qui tend à faire admettre qu'il en dérive (Pl. X, fig. 10, 14 et 15). Il est alors court et réduit à un tour de spire au maximum (Pl. X, fig. 14, 15 et 17). L'une de ses extrémités est coiffée par un capuchon dont l'extrémité effilée entoure la spermatide tout entière (Pl. X, fig. 14, 15 et 18). Il m'est impossible de me prononcer sur la valeur de cette structure. Notons simplement que, malgré sa couleur noire par l'hématoxyline et rouge vif par la fuchsine acide, elle n'est pas directement issue du chondriome de la spermatide. Ce capuchon paraît s'allonger en même temps que le corps du spermatozoïde. Sa région proximale se contracte et finit par ne plus coiffer que la pointe extrême de ce dernier, tandis que sa portion distale, de plus en plus effilée, paraît continuer la spirale du spermatozoïde. Le corps mitochondrial

s'applique sur le bord interne de cette spirale, dès l'instant où elle commence à se préciser. Il demeure apparemment inchangé pendant que s'accomplissent les transformations que je viens de décrire ; toutefois il diminue légèrement de volume (Pl. X, fig. 14, 15 et 16).

Le spermatozoïde mûr présente un corps contourné en spirale double ou triple (Pl. X, fig. 17). Ce corps paraît homogène et est uniformément coloré en vert. Il est accompagné dans toute sa longueur par des filaments délicats et faiblement sinueux que la fuchsine acide colore en rouge. Ce sont là sans doute des cils. La méthode utilisée ici ne les met, il est vrai, généralement pas en évidence. Le fait est cependant possible, et SCHOTTLANDER [1893] décrit et dessine (1) chez les spermatozoïdes d'*Aneura* et de *Marchantia* une paire de cils colorés en rouge par le même réactif.

A ce stade, au moment où le spermatozoïde est mûr, le corps mitochondrial paraît avoir complètement disparu.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de BATAILLON). — *Fegatella conica* (Pl. X, fig. 1, 2 et 8). — Les cellules spermatogènes au repos ont un noyau à structure réticulée plus dense à la périphérie. Aucun nucléole n'y est visible et, dans les préparations colorées par la safranine et le vert Lumière, tout le noyau est coloré en vert. La chromatine apparaît brusquement au moment où la cinèse va se produire et constitue rapidement les chromosomes qui ont l'aspect de bâtonnets très courts et trapus (Pl. X, fig. 2). Les pôles des fuseaux sont généralement assez larges, quoique plus aigus que chez *Mnium affine*. Dans tous les cas, aucun corps central n'est visible, et les granulations denses présentes à ce niveau ne sont pas différentes de celles qui se retrouvent dans les autres régions de la cellule. Le partage des chromosomes s'effectue normalement, et ils forment aux extrémités du fuseau deux amas se colorant fortement par la safranine (Pl. X, fig. 1). Cette coloration disparaît ensuite et ne se retrouve plus chez les noyaux fils reconstitués.

La dernière division spermatogène, facile à reconnaître à

(1) Pl. IV, fig. 6 et 15.

cause de la disposition oblique du fuseau, ne diffère des précédentes que par les dimensions plus réduites de la cellule où elle a lieu. Ici encore, aucun corps central ne peut être mis en évidence ni par la safranine ni par l'hématoxyline.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Fegatella conica* (Pl. X, fig. 20 et 21). — L'examen des préparations non colorées met en relief l'absence totale de corps gras durant toute l'évolution du tissu spermatogène de *Fegatella conica*. Ni dans les plus jeunes stades, ni dans les cellules de dernières générations, ni dans les spermatides, ne se rencontrent de grains osmiophiles analogues à ceux qui sont présents dans certaines cellules appartenant aux tissus voisins. Dans une seule anthéridie, j'ai noté à l'intérieur de chaque spermatide une ou deux minuscules ponctuations colorées en noir par l'acide osmique. Peut-être est-ce là un aspect anormal correspondant à un début de désorganisation pathologique du contenu anthéridien. Peut-être aussi est-ce un phénomène normal. Dans ce cas, il est fugace, et ces grains, quelle que soit leur valeur, disparaissent aussitôt formés.

Le matériel coloré par la fuchsine acide donne des résultats superposables à ceux obtenus par la méthode de REGAUD, bien que sensiblement moins nets. Le noyau central présente un nucléole irrégulier ou fragmenté (Pl. X, fig. 21). Ce nucléole diminue de volume à mesure que les générations cellulaires se succèdent (Pl. X, fig. 20). Il paraît avoir complètement disparu au moment où la spermatide se forme. Les vacuoles, d'abord très grandes et déformées par compression réciproque (Pl. X, fig. 20), se réduisent ensuite et déterminent alors de minuscules cavités sphériques dans un protoplasme homogène. Celui-ci renferme un chondriome formé, dans les premiers stades, de grains irréguliers, parmi lesquels peuvent apparaître de courts chondriocentes généralement parallèles à la surface du noyau (Pl. X, fig. 20). Plus tard, les grains seuls sont présents, et leurs dimensions sont sensiblement égales (Pl. X, fig. 21).

Pellia Fabroniana (Pl. X, fig. 22 et 23). — Le fait saillant révélé par l'examen des anthéridies fixées par la méthode de

CHAMPY est la présence d'une grande quantité de globules osmiophiles dans les anthéridies voisines de la maturité. Mais, contrairement à ce que l'on pourrait attendre, ces globules osmiophiles ne sont pas situés à l'intérieur de la spermatide elle-même. Ils apparaissent dans la substance mucilagineuse constituant, lorsque les spermatides sont formées, les parois du tissu spermatogène (Pl. X, fig. 23). Ils s'y accroissent en nombre et en dimensions. Ils atteignent leur apogée au moment où, les spermatozoïdes étant formés, le mucilage commence à diffuser. Les parois intercellulaires sont alors peu colorées, mais leur trajet est jalonné par des grains osmio-réducteurs abondants, qui séparent les uns des autres les éléments spermatiques (Pl. X, fig. 22). A ce moment, ces corps semblent disparaître sans qu'il soit possible de préciser le mécanisme de leur disparition et ne se retrouvent pas au moment où les spermatozoïdes sont mis en liberté.

Il est impossible d'admettre, pour ces corps gras, une formation intracellulaire suivie d'une élimination et d'une localisation pariétale. Jamais, en effet, aucun corps osmio-réducteur ne se manifeste ici au sein de la spermatide. Jamais on n'en trouve dans l'espace compris entre la spermatide et la paroi qui l'enveloppe. Jamais aucun grain n'occupe, par rapport à la masse mucilagineuse pariétale, une situation superficielle pouvant correspondre à un stade de pénétration. Ces grains osmiophiles se différencient *in situ* dans la région la plus profonde de la membrane cellulaire, et ils y demeurent jusqu'au moment où la paroi diffuse et les libère. Ils réalisent, en somme, la phase disperse d'une émulsion dont la phase continue est constituée par un mucilage.

Dans les préparations colorées par la fuchsine acide, la spermatide apparaît, au début de son évolution, avec un gros noyau sans nucléole déjeté sur le côté (Pl. X, fig. 23). Il a une structure apparemment réticulaire et se colore en rouge par la fuchsine. C'est là un fait inconstant, mais d'autant plus admissible dans le cas présent que le corps du spermatozoïde se colore de la même façon. Le protoplasme occupe le reste de la spermatide. Il est homogène, quelquefois creusé d'une ou deux vacuoles minuscules. Le matériel fuchsinophile,

assez imprécis dans les tout premiers stades, se condense rapidement en une masse unique et très chromatique. Cette masse qui, en coupe optique, paraît occuper l'angle de la spermatide non occupé par le noyau, réalise sans doute, bien qu'il m'ait été impossible de suivre en détail son évolution, le corps mitochondrial mis en évidence dans le matériel fixé par la technique de REGAUD.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Aucun détail cytologique précis n'a été fourni au sujet de l'initiale anthéridienne. La description qu'en donne BLACK se borne à noter un contenu plus dense que dans les cellules voisines. En fait, les cellules qui se différencieront en anthéridies naissent isolément, plongées dans le thalle, et il est difficile de les y découvrir. Je n'ai pas été plus heureux que les chercheurs qui m'ont précédé dans cette voie. Un seul point paraît d'ailleurs discutable. C'est celui qui a trait à la présence ou à l'absence de chloroplastes, et nous avons vu chez les Mousses ce qu'il convenait d'en penser. Quoi qu'il en soit, si les chloroplastes manquent dans la cellule initiale, ils apparaissent rapidement et sont présents dans l'anthéridie jeune.

Je n'ai pas assisté à la différenciation de l'assise pariétale. Il semble qu'elle soit relativement tardive. Dans tous les cas, les chloroplastes sont présents dans les premières générations spermatogènes. Ils régressent ensuite plus ou moins rapidement selon un processus qui paraît sensiblement analogue à celui que j'ai noté chez les Mousses. On trouve en effet à un stade ultérieur des chondriocontes qui, en définitive, disparaissent, en sorte que les cellules spermatogènes de dernières générations renferment un chondriome homogène uniquement granuleux.

Cette absence de chloroplastes reconnue par HOFMEISTER dès 1851 est peut-être le seul point sur lequel tous les auteurs se soient accordés. SCHERRER lui-même, pour qui l'individualité et la permanence du plastome sont un dogme, est obligé d'admettre sa disparition au cours de la spermatogenèse.

P.-A. DANGEARD, seul, retrouve chez *Marchantia* des plastes se transmettant de cellule à cellule et jusqu'à la spermatide. Il semble évident que les stades intermédiaires n'ont pas été suivis. Comme SAPEHIN chez les Mousses, DANGEARD a dû reconnaître dans les premiers stades les plastes qui y existent en effet, puis retrouver dans la spermatide le corps mitochondrial, dont la forme régulièrement ovulaire pouvait en imposer pour un amyloplaste. Ces deux observations rapprochées suggéraient évidemment l'idée d'une permanence du plastome, et il n'est pas étonnant que, dans un travail superficiel destiné plutôt à préciser le sens de quelques termes nouveaux qu'à élucider la spermatogenèse des Hépatiques, DANGEARD ait adopté cette façon de voir.

Les vacuoles se transmettent normalement de cellule à cellule, tantôt plus grandes, tantôt plus petites, selon l'écologie de l'espèce considérée. Elles sont, dans tous les cas, réduites en dimensions et en nombre dans les dernières générations.

Les corps gras sont entièrement absents du tissu spermatogène. Aucun auteur, d'ailleurs, n'en a signalé à ce stade. Seul WOODBURN [1911] pense que les plus gros parmi les grains cytoplasmiques peuvent être des corps gras ; mais il n'est pas autrement affirmatif.

Les cellules initiales spermatogènes renferment un gros caryosome unique. Il disparaît peu à peu au cours de la spermatogenèse. Bien que je n'aie jamais observé ce détail, cette disparition peut sans doute, comme chez les Mousses, être précédée d'une fragmentation. Ainsi se justifient les images vues par IKENO et interprétées par lui comme une émission de chromatine extra nucléaire d'ailleurs formellement niée par WOODBURN [1913]. Quoi qu'il en soit, et comme l'ont noté SCHOTTLANDER, LEWIS, WOODBURN et WILSON, les noyaux quiescents des dernières générations sont homogènes et sans chromatine visible. Mais, au moment où la cinèse va se produire, celle-ci réapparaît et reconstitue un volumineux caryosome.

J'ai déjà noté chez les Mousses cette apparition précinétique de chromatine néoformée. Chez les Hépatiques, WILSON [1911] et WOODBURN [1922] ont reconnu un phéno-

mène semblable. Ils ne signalent pas, il est vrai, la formation *de novo* d'un caryosome, mais ils décrivent l'augmentation de volume d'un nucléole préexistant par concentration à ce niveau de chromatine. Enfin, et c'est là un point des plus importants, WOODBURN [1922] décrit la naissance des chromosomes, directement, à partir du caryosome ainsi constitué. Il signale, il est vrai, ce fait au passage et sans en tirer la moindre conclusion. Mais il est remarquable que ce processus cinétique est précisément celui que j'ai décrit dans la spermatogenèse des Mousses, et cette observation, complétant les miennes, permet d'affirmer que, chez les Hépatiques, le caryosome est une caryosphère.

Comme l'ont bien vu WOODBURN [1911, 1923] et CLAPP [1912], il n'y a pas de corps centraux. SCHOTTLANDER [1893] avait d'ailleurs signalé leur absence chez *Aneura pinguis* et BOLLETER [1905] n'en avait pas vu davantage chez *Fegatella conica*, où pourtant il admet leur présence.

Cependant de nombreux auteurs ont décrit l'existence de structures diverses aux pôles du fuseau ; mais les divergences d'opinions qui se manifestent à cet égard sont un témoignage certain de l'insuffisance des observations réalisées. ESCOYEZ [1907] voit les corps centraux apparaître à la dernière cinèse seulement. Pour WILSON [1911], elles sont déjà présentes dans les anthéridies renfermant trente cellules. SCHOTTLANDER [1903] les voit à tous les stades. IKENO [1903] et BOLLETER [1905] admettent leur apparition avant chaque prophase et leur disparition après chaque métaphase, mais le premier leur attribue une origine nucléaire que leur refuse le second. Enfin, BLACK [1913] et WOODBURN [1922] retrouvent aux pôles du fuseau des grains analogues à ceux qui sont présents dans tout le cytoplasme. Pour BLACK, ils sont inconstants et sans continuité génétique ; pour WOODBURN, ils se groupent au niveau des pôles sous forme de capuchons coiffant les extrémités du fuseau.

Cette dernière observation de WOODBURN suggère un rapprochement avec ce que j'ai décrit chez *Marchantia*, et précédemment chez les Mousses. Fréquemment, les chloroplastes en voie de régression se disposent de part et d'autre

du noyau et s'incurvent parallèlement à sa surface, formant ainsi deux capuchons diamétralement opposés. Leur position polaire est évidemment sous la dépendance des lignes de force cinétiques de la cellule, et les grains décrits par BLACK et WOODBURN, soit dans le cytoplasme, soit aux pôles du noyau, sont très certainement des chondriosomes. D'ailleurs, suivant le degré plus ou moins avancé de la différenciation, suivant aussi la méthode de fixation employée, ces chondriosomes se manifestent avec plus ou moins d'exactitude et peuvent même ne pas être révélés ; mais, s'ils le sont, c'est toujours aux pôles du fuseau, parce que leur densité y est plus grande. Ainsi s'expliquent les diverses images décrites. Les observations de WOODBURN [1911, 1913], de CLAPP [1912] et de BAGCHEE (1924), correspondant seules à des préparations bien différenciées, sont les seules à affirmer l'absence de corps centraux chez les Hépatiques. Tous les autres auteurs ont, à cause d'une technique insuffisante, reconnu des corpuscules polaires dont, comme on l'a vu tout à l'heure, le seul caractère commun est de se trouver pendant un temps plus ou moins long aux pôles du fuseau.

Cette absence de corps centraux dans les mitoses spermatogènes se vérifie également en ce qui concerne la dernière d'entre elles. La spermatide est en effet, chez les Hépatiques, le résultat d'une division diagonale. La dernière mitose est donc facile à reconnaître, mais sa position spéciale mise à part, elle ne diffère en rien de celles qui l'ont précédée dans la lignée spermatique. Aucun corps central et, d'une façon plus générale, aucune structure spécialement différenciée ne se retrouvent aux pôles du fuseau. Il en est vraisemblablement de même chez les Mousses, bien que, comme nous l'avons vu, il soit plus difficile d'être affirmatif en ce qui les concerne.

Les spermatides résultant de la dernière division spermatogène ont une section triangulaire. Leur noyau est homogène, hémisphérique et remplit presque entièrement la cellule. Le protoplasme qui le recouvre est, par conséquent, réduit à une mince pellicule plus épaisse au niveau des angles où sont groupés quelques chondriosomes peu nombreux et dont certains sont relativement très gros.

Cette dimension supérieure à la normale est due, sans aucun doute, à un fusionnement partiel analogue à celui que j'ai décrit dans la spermatide des Mousses. Mais la disposition de la couche protoplasmique entraîne quelques modifications de détails dans la formation du corps mitochondrial. Au lieu de se réunir d'emblée en un point de la spermatide, les chondriosomes se répartissent dans le cytoplasme, dont l'épaisseur irrégulière dirige nécessairement les plus gros vers les angles. C'est à ce niveau qu'ils se ramassent et s'agglomèrent. Ainsi se forment plusieurs corps mitochondriaux de dimensions variables. Ce sont eux qui, par un fusionnement ultérieur, donnent le corps mitochondrial unique définitivement présent dans la spermatide.

Ce corps mitochondrial, régulièrement ovulaire, élabore de l'amidon ; mais, contrairement à ce qui se passe chez les Mousses, il y emploie toute sa masse. Aussi présente-t-il à un examen superficiel l'aspect d'un chloroplaste amylofère dont la région centrale est plus claire.

Il est de toute évidence que ce corps mitochondrial, résument le chondriome total de la cellule, n'est autre que le plaste dont P.-A. DANGEARD [1924] admet l'existence dans la spermatide. Il est également l'homologue de la « limosphère » à centre incolore décrite par WILSON [1911], ainsi



Fig. VII.—Spermatides de *Porella* (d'après Woodburn [1911], Pl. XXV, fig. 12).

que du *Nebenkörper* décrit par IKENO [1903] chez *Marchantia* et par BOLLETER [1905] chez *Fegatella*. De même, le blépharoplaste dessiné par WOODBURN en 1911 chez *Porella* (1) (fig. VII) et en 1913 chez *Blasia* (2) semble bien correspondre à ce même corps mitochondrial. Il est probable que la plupart des structures décrites par les autres auteurs sous le nom de blépharoplastes admettent la même interprétation, mais

la médiocrité de leurs figures permet rarement une identification absolue. Il n'en est cependant pas de même en ce qui concerne IKENO. Je reviendrai sur la discussion des dessins qu'il fournit lorsque l'exposé de mes propres recherches me permettra de les en rapprocher.

(1) Pl. XXV, fig. 12.

(2) Pl. XI, fig. 9.

L'élément mâle se forme, à partir de la spermatide, par un processus qui paraît peu différent de celui que j'ai décrit chez les Mousses. Il est ici encore très vraisemblable que le corps du spermatozoïde dérive du noyau de la spermatide. Les réactifs microchimiques colorent en effet de façon identique ces deux éléments. Mais, dans aucun cas, je n'ai pu suivre la transformation progressive de l'un en l'autre. Ici encore, à un moment donné et qui est toujours le même, le noyau est méconnaissable, et la spermatide paraît homogène.

WOODBURN, dans son travail posthume [1922], revient sur l'hypothèse qu'il avait déjà émise en 1915 à propos de *Mnium affine* (1). Chez les Bryophytes, dit-il, il y a, au cours de l'évolution spermatique, un moment où une union intime, sinon un mélange, du noyau et du cytoplasme paraît exister (2).

Bien qu'une telle hypothèse soit en accord parfait avec mes propres observations et explique de façon parfaite les images qu'elles m'ont fournies, il paraît cependant bien aventureux d'avancer de façon affirmative une opinion aussi grave. Sans nier formellement la possibilité d'un tel fait, il semble plus prudent d'admettre jusqu'à plus ample informé que le noyau traverse, comme la spermatide elle-même, une période critique de remaniement total lui imposant une structure particulièrement labile. On peut ainsi concevoir plus aisément l'action caryolysante d'un fixateur appliqué à cet instant. Quoi qu'il en soit, des recherches nouvelles sont indispensables avant que l'on puisse se permettre de porter un jugement définitif sur ce sujet.

Comme je l'ai déjà indiqué, je n'ai pas vu de blépharoplastes *sensu stricto*, et il semble bien qu'il n'y en ait pas. La seule structure qui pourrait lui être assimilée est le capuchon effilé prolongeant la spirale spermatique. Il semble d'ailleurs que le blépharoplaste décrit par IKENO y corresponde précisément. Sa figure 24 (fig. VIII) se superpose en effet



Fig. VIII. — Spermatides de *Marchantia polymorpha* (d'après IKENO [1903], Pl. III, fig. 24)

(1) P. 448.

(2) P. 538.

à ma figure 12 (1). Or, cette figure 12 n'est autre que la figure 14 (2) vue de profil et en coupe optique. Et il est évident que le point fuchsinophile, correspondant sur ma figure 12 au blépharoplaste d'IKENO, correspond, d'autre part, à la pointe étirée du capuchon bien visible sur la figure 14.

Il m'est malheureusement impossible d'affirmer que cette structure est en relation avec les cils. Il est vrai que ceux-ci se colorent de façon identique; et il ne serait pas étonnant que ces deux formations fussent génétiquement liées. Mais l'impossibilité où je me suis trouvé de suivre leur évolution m'interdit de prendre position à cet égard. Tout ce que je puis affirmer, c'est qu'une telle structure est indépendante du chondriome et qu'elle est totalement néoformée sans prendre part à aucun titre à la caryocinèse diagonale.

Les substances osmiophiles toujours présentes chez les Hépatiques ne se retrouvent jamais dans la série spermatogène ni dans le spermatozoïde mûr. Par contre, il s'en trouve dans les parois mucilagineuses séparant les éléments mâles. L'apparition progressive de ces corps au moment où la spermatide, se transformant en spermatozoïde, manifeste une grande activité physiologique, suggère l'idée d'un rapport possible entre ces deux processus. Cependant, ce n'est pas la cellule qui produit cette substance. Il ne s'en trouve jamais dans son protoplasme. Il n'y a jamais transport à partir de la spermatide vers la membrane. L'élaboration se fait directement sur place, au sein de la membrane elle-même.

Cette membrane, comme l'a reconnu BAGCHEE [1924], s'accroît en épaisseur, et cet accroissement n'est pas dû, comme on l'expose communément, à une simple gélification de substance préexistante. Mais il n'est pas dû davantage à l'action unilatérale de la spermatide. L'épaississement ne se fait pas par juxtaposition. On n'observe jamais la zonation régulière qui correspondrait à ce processus. L'accroissement n'est pas régulier. La membrane suit le retrait de la spermatide comme une substance fluide qui s'insinuerait entre des éléments non exactement en contact. Il y a une augmentation diffuse du volume de la paroi et, en fait,

(1) Pl. X.

(2) Pl. X.

comme je l'ai déjà noté chez les Mousses (1), la substance est élaborée *in situ* par une intussusception qui entraîne une néoformation constante en profondeur comme en surface. Dès lors il ne paraît pas déraisonnable d'admettre, dans cette membrane « vivante », l'élaboration concomitante d'une deuxième substance pouvant dépendre ou non de la première, mais se développant dans des conditions analogues à un niveau indifférent.

La valeur de cette substance osmio-réductrice ne paraît pas douteuse. On ne peut admettre qu'il s'agisse de tanins. Ces derniers ont en effet une origine vacuolaire qui ne s'accorde pas avec l'évolution que je viens de décrire. Ce ne sont pas davantage des cires. Bien que celles-ci soient généralement élaborées au niveau des membranes, leur rôle protecteur serait difficilement conciliable avec la situation profonde du tissu spermatogène. On se trouve sans aucun doute en présence de ces huiles essentielles qui sont liées à la physiologie cellulaire des Hépatiques.

La question de savoir si ces essences sont élaborées par la membrane dans laquelle on les trouve est de peu d'importance. On peut cependant avancer à ce sujet une hypothèse qui, malgré sa fragilité inévitable, permet du moins provisoirement de synthétiser certains faits.

Les huiles essentielles des Hépatiques ne sont pas des réserves. Elles sont éliminées par le protoplasme. Elles ne sont jamais reprises par lui. Sans rapport avec le métabolisme cellulaire à cause de leur insolubilité, elles sont comme enkystées dans le cytoplasme et ne remplissent aucun rôle apparent. Or, tandis que, chez les *Jungermanniales*, toutes les cellules renferment un stock analogue de ces corps huileux, chez les *Marchantiales* certaines cellules paraissent se spécialiser parmi les autres dans l'élaboration de ces corps et s'hypertrophient dans ce sens. Il paraît dans ce cas difficile d'admettre que les cellules à oléocorps ont seules conservé le type cytophysiologique normal des Hépatiques. En d'autres termes, on se demande pourquoi le protoplasme de certaines cellules perdrait la faculté, caractéristique des Hépatiques, de pro-

(1) P. 400.

duire des huiles essentielles, alors que d'autres en produiraient avec une abondance et une rapidité difficilement compatibles avec la quantité toujours décroissante de leur protoplasme. Il paraît plutôt légitime de penser que, dans tous les cas, le protoplasme des Hépatiques fabrique ces essences, mais sous une forme soluble qui peut soit se concrétiser sur place chez les *Jungermanniales*, soit être transportée vers des cellules spécialisées, non pas dans la fabrication, mais dans la condensation de ces corps. On sait d'ailleurs que, chez les animaux, le transport des graisses se fait, au moins partiellement, sous forme de glycérine et de savons solubles se concrétisant ensuite au niveau de la cellule graisseuse en un éther insoluble qui y est ainsi immobilisé.

Si donc l'on admet la possibilité chez les Hépatiques d'un pareil transport, on pourra concevoir un processus analogue au cours du métabolisme actif lié à la spermatogenèse. Le protoplasme des éléments spermatiques ne présente jamais dans sa substance de corps huileux concrétisés. Mais ce protoplasme est toujours spécifiquement du protoplasme d'Hépatique. Il doit former au moins les éléments solubles qui sont à l'origine de ces corps. Or, leur condensation dans la spermatide est matériellement impossible. Le volume des globules huileux produits dépasse de beaucoup le volume des éléments spermatiques proprement dit, et, chez ceux-ci, le protoplasme se réduit à une pellicule d'épaisseur presque nulle. Aussi les oléorésines sont-elles évacuées et transportées sous forme soluble, puis concrétisées, insolubilisées et immobilisées en un point voisin.

CHAPITRE II.

Ovogenèse et Œuf.

§ I. — HISTORIQUE.

L'œuf, facile à observer chez les Hépatiques où il n'est revêtu que d'une assise de cellules, fut assez exactement décrit par les premiers observateurs.

UNGER [1839] décrit dans l'archégone de *Riccia glauca* une masse centrale de mucus incolore dont l'aspect est trouble et granuleux. Il la considère comme formée par deux substances, l'une homogène, incolore, plus fluide, l'autre granuleuse (1).

Les indications données par HOFMEISTER [1851] ne sont pas sensiblement différentes. Chez *Pellia epiphylla*, les cellules centrales de l'archégone se remplissent bientôt après leur formation d'un mucus granuleux au milieu duquel est un noyau transparent (2). La même structure se retrouve dans les œufs de *Marchantia polymorpha* (3) et de *Targionia hypophylla* (4). Bien que l'auteur ne décrive pas explicitement les autres espèces étudiées par lui, on peut présumer, d'après les figures qu'il en donne, qu'il a reconnu chez elles des détails analogues.

STRASBURGER [1870] donne une description surtout anatomique de l'archégone de *Marchantia polymorpha*. La cellule centrale d'un stade jeune est remplie de cytoplasme finement granuleux et jaunâtre. Au centre, se trouve un gros noyau. Cette cellule se divise en deux. La cellule supérieure ou cellule du canal contient un petit noyau (5). La cellule infé-

(1) P. 7.

(2) P. 17.

(3) P. 56.

(4) P. 58.

(5) P. 416.

rieure donne l'œuf, dont le noyau est très gros. Ce noyau présente à son sommet une tache réceptrice (*Empfängniss-fleck*) (1).

JANCZEWSKI [1872] fit porter ses recherches sur les Ricciées et sur les Marchantiées. Dans le premier groupe, la cellule superficielle destinée à donner l'archégone se renfle en papille, et son cytoplasme devient plus dense vers le sommet. La région apicale s'isole pour donner la cellule initiale du jeune archégone. Le protoplasme y est fortement réfringent (2). L'œuf mûr est formé d'un cytoplasme homogène à la périphérie, granuleux et opaque vers le centre. Au milieu, se voit une région plus claire, qui est sans doute le noyau (3).

Chez les Marchantiées, l'œuf mûr est clair et présente en son centre un noyau plus clair encore. Il n'y a pas de tache réceptrice (4).

KNY [1890], dans sa monographie de *Marchantia polymorpha*, note simplement que l'œuf possède un gros noyau et une région apicale plus claire (5). Cette région n'est autre que la tache réceptrice (6).

GAYET [1897] voit chez *Preissia* un œuf formé d'un protoplasme très réfringent à structure réticulée ou plutôt granuleuse. Le noyau (7) est bien visible et très chromophile. Sa structure est réticulée, et il renferme plusieurs nucléoles pourvus eux-mêmes de nucléolules (8).

Chez *Sphærocarpus terrestris*, l'œuf a un protoplasme grossièrement granuleux (9). Son noyau renferme un gros nucléole contenant un ou deux nucléolules (10).

Chez *Anthoceros*, l'oosphère (11) est une grosse cellule granuleuse de 90 à 100 μ de diamètre environ; son noyau possède deux zones très distinctes : l'une intérieure très foncée, avec un nucléole plus clair, l'autre extérieure moins foncée sur laquelle on voit une sphérule claire et un granule foncé. Ces deux derniers corps sont hétérogènes. Pour l'auteur, le granule foncé est apporté par l'anthérozoïde et se

(1) P. 448.

(2) Col. 383.

(3) Col. 385-386.

(4) Col. 388.

(5) P. 384.

(6) P. 385.

(7) Pl. fig. 39.

(8) P. 192.

(9) Pl. VII, fig. 15.

(10) P. 182.

(11) Fig. 150.

fusionne avec la sphère claire, qui est vraisemblablement une sphère directrice (1).

GARBER [1904] note chez l'œuf de *Ricciocarpus natans* un protoplasme d'abord un peu vacuolisé, mais devenant rapidement plus dense à cause de l'augmentation des substances de réserve qu'il contient. Les grains d'amidon sont si nombreux à ce stade qu'on peut les voir même au faible grossissement (2).

CLAPP [1912] voit également chez *Aneura pinguis* un œuf large et rond dont le cytoplasme contient de nombreux grains d'amidon (3).

SCHERRER [1913-1914], chez *Anthoceros*, décrit un chromophore et des chondriosomes dans toutes les cellules profondes de l'archégone. Il les retrouve dans l'œuf (4). Les chondriosomes s'y présentent sous forme de grains et de bâtonnets plus ou moins longs (5). À côté d'eux se trouvent des gouttelettes et des anneaux plus gros que les chondriosomes, mais se colorant de même. L'auteur n'en propose aucune interprétation.

HAUPT [1921] étudie l'évolution des organes sexuels chez *Reboulia hemisphærica*. Il ne donne aucune description cytologique des premiers stades. Cependant, on peut déduire de ses dessins qu'il a vu dans les cellules initiales des archégones un protoplasme plus dense vers le sommet (6). Cette cellule se divise par une cloison transversale, et, au stade bicellulaire, la cellule apicale présente un contenu plus dense que la cellule basale (7).

L'œuf mûr renferme beaucoup de « plastides » et de nombreuses gouttelettes d'huile. Celles-ci persistent dans les premiers stades évolutifs de l'embryon (8).

RICKETT [1923], chez *Ricciocarpus*, décrit brièvement l'archégone avant et pendant la fécondation. L'œuf mûr a un cytoplasme dense fortement chromophile et de structure délicate. Il n'y a pas de tache réceptrice (9). Si l'œuf n'est

(1) P. 238.

(2) P. 167.

(3) P. 183 et fig. 33.

(4) [1913], p. 498 ; [1914], p. 18.

(5) [1914], p. 19.

(6) Fig. 14.

(7) Fig. 15-16.

(8) P. 72.

(9) P. 232.

pas fécondé, il se désintègre, ce qui se manifeste d'abord par une augmentation de sa chromaticité, puis par une contraction notable (1).

Peu après la fécondation, le protoplasme devient finement réticulaire et plus tard alvéolaire (2), ce qui, pour l'auteur, correspond à un changement sinon dans sa structure, du moins dans sa substance (3).

Enfin, en 1924, P.-A. DANGEARD reprend l'étude de l'œuf de *Marchantia polymorpha* et, grâce aux techniques modernes, met en évidence quelques détails nouveaux. L'œuf jeune renferme un cytoplasme dense parsemé de petites vacuoles, un gros noyau central et des « mitoplastes » longs et flexueux entre lesquels se distinguent de nombreux « cytosomes » sphériques (4). Plus tard, l'amas chromatique présent dans le noyau jeune se désagrège; les « mitoplastes » sont remplacés par des « sphéropastes » dont le diamètre est égal à trois fois celui des « cytosomes », que l'on retrouve ici sans changement. Des vacuoles sont aussi présentes. Certaines renferment des « endochromidies ».

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

1. MATÉRIEL VIVANT. — *Marchantia polymorpha*. — L'archégone de *Marchantia*, plus transparent que celui d'*Hylocomium splendens* à cause de sa paroi réduite à une seule assise cellulaire, se prête à une étude relativement aisée.

Les cellules pariétales sont petites. Elles renferment des chloroplastes réduits dans lesquels l'eau iodée colore deux ou trois minuscules grains d'amidon. Ces chloroplastes sont rejetés contre les parois latérales et profondes des cellules par une vacuole centrale très développée. Quelques grains réfringents sont présents parmi les chloroplastes. Ici encore, leur faible dimension ne permet pas d'affirmer s'ils se colorent ou non par l'acide osmique.

L'œuf est granuleux et grisâtre, et aucun chloroplaste n'y est visible. L'eau iodée est sans action et, après un séjour

(1) P. 232-233.

(2) P. 236.

(3) P. 237.

(4) P. 269.

prolongé dans ce réactif, aucune coloration ne se manifeste qui puisse s'interpréter comme due à la présence dans l'œuf d'une quantité même minime d'amidon. Par contre, l'acide osmique provoque un brunissement rapide de cet œuf, et on peut alors distinguer dans son cytoplasme, grâce à leur coloration noire, des gouttelettes d'huile quelquefois d'assez grandes dimensions.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Lunularia cruciata* (Pl. XI, fig. 1, 5 et 7). — Les archégones prennent naissance aux dépens d'un massif cellulaire à peu près hémisphérique inséré dans une cavité creusée dans la partie supérieure du thalle, un peu en arrière de la région génératrice. Ce massif, ou réceptacle archégonial, est constitué par des cellules assez différentes de celles qui constituent le thalle. Elles sont toutes identiques, et aucune ne se spécialise dans la synthèse des oléocorps. Leurs dimensions sont plutôt réduites. Leur noyau central est pourvu d'un nucléole peu chromophile et entouré d'un cytoplasme assez dense creusé de vacuoles de dimensions moyennes. Le chondriome est représenté par des grains parfaitement isodiamétriques et par de courts bâtonnets (Pl. XI, fig. 5).

Les archégones se différencient aux dépens des cellules superficielles de ce massif cellulaire. La cellule initiale d'un archégone se renfle et se divise en deux par une cloison transversale (Pl. XI, fig. 1). Leur forme exceptée, ces deux cellules diffèrent peu de la cellule initiale. Il convient toutefois de noter que le cytoplasme de la cellule apicale est plus dense et que les vacuoles y sont réduites au point d'y être invisibles. En outre, le noyau est sensiblement plus gros. Cette augmentation du rapport nucléo-protoplasmique n'est d'ailleurs pas étonnante chez une cellule ayant, au moins provisoirement, la valeur d'une génératrice. Le chondriome n'a pas changé d'aspect. Cependant les bâtonnets paraissent s'allonger et se transformer en chondriocontes plus ou moins sinueux.

Après un certain nombre de divisions, l'archégone réalise un massif cellulaire qui différencie une cellule centrale entourée d'une assise pariétale.

Les cellules constituant cette paroi (Pl. XI, fig. 4) ne diffèrent que par des détails minimes de la cellule initiale et par conséquent aussi des cellules du réceptacle qui lui ont donné naissance. Le noyau, toujours central, possède un nucléole si peu chromophile qu'il est généralement impossible de l'apercevoir. Il existe cependant, comme on peut s'en rendre compte au moyen d'autres techniques. Les vacuoles sont devenues fort grandes. Elles sont séparées les unes des autres par des travées cytoplasmiques délicates, où se retrouve un chondriome analogue à celui que j'ai décrit dans les cellules du réceptacle.

La cellule centrale constitue l'œuf (Pl. XI, fig. 2 et 3). Elle est nettement différente des autres par sa forme ovoïde et par ses dimensions, qui sont plus grandes. De plus, son cytoplasme dense ne permet de reconnaître aucune vacuole. Le chondriome est formé de mitochondries et de chondriocentes sinueux et enchevêtrés extrêmement abondants. Certaines régions cytoplasmiques en sont néanmoins privées. Ces régions, de forme circulaire, correspondent certainement à des vacuoles dont on peut ainsi deviner l'existence (Pl. XI, fig. 2). Le noyau, très gros, présente un nucléole bien marqué.

Certains œufs de plus grand diamètre présentent des éléments fuchsinophiles plus ou moins ovoïdes et dérivant évidemment des chondriosomes préexistants (Pl. XI, fig. 7). On pourrait les interpréter comme des chloroplastes. Mais les individus de *Lunularia cruciata* étudiés ici étant tous femelles et les œufs n'étant, par conséquent, jamais fécondés, il faudrait admettre que les chloroplastes, d'abord absents, apparaîtraient avant la fécondation, c'est-à-dire à un moment où ils sont au moins inutiles. Il est plus vraisemblable de considérer ces renflements du chondriome comme un début de dégénérescence. On peut, d'ailleurs, en suivre les étapes caractérisées par une déformation des éléments fuchsinophiles, par une augmentation de leur volume relativement à celui de l'œuf, et enfin par leur fusion plus ou moins complète intéressant aussi le protoplasme ambiant qui, en définitive, se colore tout entier par la fuchsine acide.

Marchantia polymorpha. — Le matériel étudié, récolté

trop tard, et d'ailleurs non fécondé faute d'individus mâles, présentait des œufs en complet état de dégénérescence et dans lesquels aucun détail intéressant ne pouvait être reconnu. J'ai simplement noté, dans les cellules de la paroi, la présence de chloroplastes assez petits, mais parfaitement caractérisés et souvent amylières. Toutefois, il m'est impossible de dire s'ils sont présents dès le début de l'évolution de l'archégone ou s'ils apparaissent à une époque déterminée, — peut-être au moment où la maturité de l'œuf s'accomplit, — dans les cellules pariétales.

3. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de BATAILLON). — *Lunularia cruciata* (Pl. XI, fig. 8). — Les préparations obtenues par cette méthode donnent des résultats qui sont un peu différents de ceux que fournit le matériel fixé par la méthode de REGAUD. Ainsi qu'on pouvait s'y attendre, le cytoplasme, mal fixé, présente l'aspect régulièrement alvéolaire souvent décrit par les auteurs. Le protoplasme est irrégulièrement granuleux, et certaines granulations peuvent se colorer par la safranine si la différenciation n'a pas été suffisamment poussée.

Le noyau de l'œuf (Pl. XI, fig. 8), comme ceux des cellules voisines, présente un gros caryosome. C'est là un fait à retenir. Il est en effet intéressant de noter que, chez le gamète mâle, le caryosome disparaît (rapport nucléolo-nucléaire égal à 0), tandis que, chez le gamète femelle, il est très développé (rapport nucléolo-nucléaire égal à 0,1). Il garde ici, même au moment où la cellule non fécondée n'est pas susceptible de mitose, l'aspect d'un noyau de cellule génératrice.

4. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Lunularia cruciata* (Pl. XI, fig. 6, 9 et 13). — Comme je l'ai indiqué plus haut, le réceptacle sur lequel sont insérés les archégonies et aux dépens duquel ils se forment est constitué par des cellules toutes identiques (Pl. XI, fig. 13). Le cytoplasme, creusé de vacuoles fort apparentes, renferme un noyau à nucléole très net. Aucun chondriosome n'est visible. Par contre, des gouttelettes sphériques colorées en noir par l'acide

osmique parsèment irrégulièrement le protoplasme. Elles sont relativement petites et de diamètre variable.

Des gouttelettes analogues se retrouvent durant toute l'évolution de l'archégone. Lorsque celui-ci est encore un massif cellulaire indifférencié, elles sont présentes dans chacune de ses cellules, qui sont alors exactement identiques à celles du réceptacle.

Dans l'archégone adulte, les cellules de la paroi et l'œuf ne diffèrent guère que par leurs formes et leurs dimensions. Notons simplement que l'œuf (Pl. XI, fig. 6), moins abondamment vacuolisé, renferme un gros noyau à nucléole fuchsinophile relativement volumineux. Les globules osmiophiles y sont un peu plus développés et plus nombreux que dans les autres cellules (Pl. XI, fig. 9). Leur nombre et leurs dimensions s'accroissent encore, en même temps que la fuchsinophilie de la cellule augmente lorsque l'œuf vieillit et se désorganise sans être fécondé. On voit alors assez fréquemment un noyau encore net au milieu d'un cytoplasme contracté vivement coloré en rouge et bourré de globules osmiophiles souvent très gros.

Un stade antérieur présente çà et là, parmi les globules osmiophiles, des masses fuchsinophiles irrégulièrement ovoïdes parsemant le protoplasme. Ces masses fuchsinophiles rappellent vaguement l'aspect des plastes, et un examen insuffisamment approfondi pourrait à tort les faire interpréter comme tels. En réalité, leur apparition, qui marque le début de la désorganisation cellulaire, en est très certainement l'un des premiers résultats.

Marchantia polymorpha. — Les cellules situées immédiatement à la base de l'archégone sont identiques à celles que j'ai décrites au même endroit chez *Lunularia cruciata*. Leur protoplasme peu vacuolisé renferme un noyau de dimensions et de constitution normales. Les globules osmioréducteurs, également répartis dans le cytoplasme, sont petits et assez réguliers. Mais les cellules plus profondes du réceptacle, bien qu'encore très différentes des cellules végétatives proprement dites, présentent, contrairement à ce qui se passe chez *Lunularia*, des chloroplastes très nets. Ces chloroplastes se re-

trouvent dans les cellules pariétales de l'archégone. Ils sont assez développés et le plus souvent rejetés latéralement par une grosse vacuole centrale. Des globules osmiophiles très abondants parsèment le protoplasme. Ils sont sphériques, de diamètre variable et, en moyenne, plus développés qu'ils ne l'étaient dans les cellules du réceptacle.

Les œufs sont, comme je l'ai déjà indiqué, dans un état de désorganisation qui n'en permet pas l'étude. Néanmoins, on peut reconnaître (surtout dans les préparations non colorées) des globules osmiophiles souvent groupés en amas plus ou moins distincts. Leur disposition est sans intérêt en raison de l'état cytologique de la cellule qui les contient; mais leur présence à ce stade et dans les cellules qui donnèrent naissance à l'archégone permet raisonnablement de supposer que l'œuf en contenait au moment de sa maturité.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

L'ovogenèse des Hépatiques est peu différente de celle des Mousses. Elle nécessiterait à peine une description différente si les globules d'oléorésine présents ici comme dans toute cellule d'Hépatique ne réalisaient un élément nouveau, quoiqu'à vrai dire assez secondaire.

La cellule initiale de l'archégone se développe aux dépens d'un massif archégoniophore, qui paraît généralement privé de chloroplastes. Le chondriome de ses cellules est, au moins chez les espèces que j'ai étudiées, constitué uniquement par des mitochondries et des chondriocontes. Il paraît cependant probable que le type plaste-mitochondrie puisse également être réalisé, et, en fait, chez *Marchantia polymorpha*, les cellules profondes du massif répondent à ce type, dont les cellules superficielles ne s'éloignent que par un passage progressif de la forme plaste à la forme chondrioconte. Dans tous les cas, et quel que soit le type de chondriome réalisé, toutes les cellules du massif archégoniophore présentent des globules de substance résineuse relativement petits et de diamètre variable.

La cellule initiale de l'archégone, au début de sa différen-

ciation, ne se distingue en rien des cellules avoisinantes. Elle se renfle rapidement vers l'extérieur et, par un processus analogue à celui que j'ai décrit chez les Mousses, sépare une cellule apicale et une cellule basale. Comme chez *Hylocomium splendens*, le cytoplasme de la cellule apicale est plus dense que celui de la cellule basale. C'est là un caractère embryonnaire qui témoigne de l'activité génératrice de la cellule en question. Il se manifeste d'ailleurs avant qu'elle ne soit isolée, et JANCZEWSKI l'avait noté dès 1872.

Les cloisonnements répétés subis par la cellule apicale donnent rapidement un massif cellulaire sur la structure cytologique duquel je n'insisterai pas. Elle répond en tous points à celle de la cellule initiale. On en connaît l'évolution ultérieure. Elle a pour résultat la constitution d'un organe en forme de bouteille, dont la paroi, réduite à une assise cellulaire, renferme au niveau de son col une série de cellules destinées à disparaître.

Les cellules de la paroi évoluent vers le type adulte. Les noyaux y sont petits et les vacuoles grandes. Cependant les chloroplastes y sont toujours réduits. Même dans les archégones âgés observés chez *Marchantia*, leurs dimensions étaient minimes et, lorsqu'ils renfermaient quelques grains d'amidon, très inférieures à celles des chloroplastes présents dans les cellules du thalle.

Cette réduction des chloroplastes se retrouve poussée à son degré extrême chez *Lunularia cruciata*. Chez cette espèce, le chondriome demeure au stade chondrioconte-mitochondrie, et cela quel que soit l'âge de l'archégone considéré. J'ai déjà signalé à maintes reprises les interprétations auxquelles cette diversité de structure pouvait donner lieu. Ici encore, elle peut tenir à l'état physiologique différent de l'organe (qu'il s'agisse de son âge, de l'influence médiate de la fécondation ou plus simplement des conditions d'existence auxquelles il est soumis), ou à un état d'équilibre structural propre à l'espèce. Cette dernière hypothèse paraît d'autant plus plausible que les deux espèces, récoltées à la même époque et dans des endroits analogues, étaient l'une et l'autre représentées uniquement par des pieds mâles. De plus, nous avons

vu que le massif archégoniophore de *Marchantia* différencie des chloroplastes à un niveau où il ne s'en trouve aucun chez *Lunularia*.

Dans tous les cas, ici comme dans le massif archégoniophore, on retrouve les grains osmioréducteurs correspondant aux oléorésines propres aux Hépatiques. Ils ont les caractères que j'ai décrits plus haut.

Dès sa différenciation, l'œuf, dérivant de cellules sans chloroplastes, en est lui aussi privé. Son évolution, très simple, consiste en un accroissement de ses dimensions et en un développement surabondant de son chondriome. Ainsi est réalisé le cytoplasme granuleux et incolore vu par UNGER [1839], HOFMEISTER [1851], STRASBURGER [1870], JANCZEWSKI [1872], KNY [1890] et RICKETT [1923].

Les chondriosomes présents dans l'œuf sont, comme chez les Mousses, des chondriocontes et des mitochondries, ce qui correspond à la description de P. A. DANGEARD [1924] ; mais je n'ai jamais vu les chondriocontes (« mitoplastes ») devenir des plastes (« sphéroplastes »), comme le décrit cet auteur. Il est possible et même probable que, au moment où l'œuf fécondé va germer, il prenne des caractères de cellule génératrice. A ce moment, il peut différencier des chloroplastes. Mais, bien que l'indifférence morphologique du chondriome soit extrême chez les Muscinées, cette différenciation ne paraît jamais avoir lieu avant la fécondation. A cet égard, mes préparations réalisées aux dépens de pieds femelles isolés sont formelles. Il est vrai que, lorsque la fécondation n'est pas réalisée, les chondriosomes se vésiculisent et présentent des aspects faciles à confondre avec des plastes. Mais une étude soigneuse des archégonies plus âgées y fait voir un accroissement et une coalescence progressive de ces renflements, en sorte que les œufs non fécondés ont, en définitive, un cytoplasme dans lequel le protoplasme proprement dit fait presque complètement défaut, mais est remplacé par une substance fuchsinophile irrégulière en forme et en distribution.

Cette fuchsinophilie progressivement croissante de l'œuf non fécondé correspond sans nul doute à l'augmentation

de chromaticité décrite par RICKETT [1923]. Mais cet auteur, faute d'une technique suffisante, ne saisit pas la cause de ce phénomène ni les rapports qu'il a avec l'histoire du chondriome.

Je n'affirme cependant pas, d'une façon absolue, l'absence nécessaire de chloroplastes dans l'œuf des Hépatiques. SCHERRER [1913-1914], dans un travail qui donne une impression de conscience rarement rencontrée ailleurs, en décrit en effet dans l'œuf d'*Anthoceros*. Il est donc possible que les « sphéroplastes » de P.-A. DANGEARD soient des plastes vrais. Ainsi s'expliquerait la formation de l'amidon décrit par GARBER [1904] chez *Ricciocarpus natans* et par CLAPP [1912] chez *Aneura pinguis*. Mais l'insuffisance évidente de ces derniers travaux impose de n'en accepter les résultats qu'avec une grande prudence. Je n'ai, dans tous les cas, jamais trouvé d'amidon dans l'œuf vierge, ni lorsque son chondriome répond au type chondrioconto-mitochondrial, ni lorsque les chondriocontes ont subi un début de vésiculisation. Et c'est là une raison de plus qui empêche d'attribuer à ces renflements la valeur de plastes.

Les globules osmiophiles se retrouvent dans l'œuf. Ils y sont plus abondants que dans les cellules voisines, ce qui est sans doute en rapport avec un métabolisme plus actif. J'ignore quel est leur sort au moment où l'œuf germe, et je ne puis par conséquent affirmer de façon absolue qu'ils ne jouent pas ici le rôle de substances de réserves. J'ai cependant noté qu'ils augmentent en nombre et en volume dans les cellules en voie de dégénérescence. Ce n'est certes pas là un fait qui vienne à l'encontre de l'hypothèse énoncée ci-dessus. Il paraît pourtant plus plausible, à cause de cela, de les considérer comme un produit de désintégration sans rôle trophique et qui, dans la cellule vivante, réalise une enclave au moins inutile, que le protoplasme tolère mais n'utilise jamais.

CHAPITRE III.

La spore.

§ I. — HISTORIQUE.

MIRBEL [1832], dans sa monographie de *Marchantia polymorpha*, note le premier la présence de chloroplastes (sphérololes vertes) à l'intérieur des spores (séminalules) (1). Les spores, les élatères qui les accompagnent et le sac qui les renferme dérivent d'un globule ovoïde formé de cellules remplies de chloroplastes (2). Ce globule prend naissance dans le ventre de l'archégone, où il se voit par transparence. Il est vert et conservera cette couleur (3).

MOHL [1839] décrit longuement, mais de façon un peu confuse, la sporogenèse d'*Anthoceros lævis*. On peut en retenir ceci. La cellule-mère des spores est d'abord ovoïde et transparente. A l'une de ses extrémités la substance cellulaire paraît se condenser en une masse granuleuse jaune verdâtre en rapport avec le noyau. L'iode colore cette masse et permet de reconnaître qu'elle se prolonge dans le reste de la cellule sous forme d'une couche muqueuse doublant la membrane cellulosique incolore (4).

Cette masse s'accroît et remplit plus de la moitié de la cellule. Les granulations qui la forment se condensent et se répartissent en deux sphérules vertes mal délimitées, noyées dans une masse de mucus qui se continue dans la cellule et y forme un réseau à mailles rondes ou polygonales (5).

Les deux sphérules s'accroissent en même temps que la masse et le réseau muqueux (6). Celui-ci se réduit finalement

(1) P. 416, 426, 427.

(2) P. 382.

(3) P. 381-382.

(4) P. 277.

(5) P. 278-279.

(6) P. 279.

à des cordons rayonnant autour de la masse centrale (1). Les grains présents dans les sphérules s'accroissent considérablement, et l'iode permet de reconnaître que ce sont des grains d'amidon enclos dans la sphérule, qui est creuse et colorée en jaune par le même réactif (2).

Ces deux sphérules se partagent une deuxième fois, donnant quatre sphérules filles peu éloignées l'une de l'autre et toujours enveloppées d'une atmosphère muqueuse incolore. Le noyau est unique et central. C'est alors que la cellule mère des spores, devenue plus grosse et ronde (3), se divise en quatre (4). A ce moment, le noyau est invisible comme s'il s'était résorbé (5), et chaque spore contient une des quatre sphérules fortement colorée par la chlorophylle et remplie de nombreux et gros grains d'amidon. Ceux-ci diminuent bientôt (6) et ont complètement disparu dans la spore définitivement constituée. La sphérule qui les renfermait se reconnaît encore un certain temps et se colore en jaune clair par l'iode ; mais elle semble aussi disparaître, et la spore mûre est alors remplie d'un fluide muqueux et grumeleux mêlé de gouttes d'huile (7).

HOFMEISTER [1851] reprit cette étude chez deux espèces du même genre : *Anthoceros lævis* et *Anthoceros punctatus*. Avant de se diviser, les cellules mères des spores s'arrondissent. Leur contenu est un mucus granuleux renfermant un noyau central cristallin où se voit un nucléole.

Pendant l'accroissement de ces cellules, leur protoplasme se dispose en travées rayonnant autour du noyau, qui est lui-même bientôt entouré d'un amas muqueux, verdâtre chez *Anthoceros lævis*, incolore chez *Anthoceros punctatus*. Cet amas se divise en deux moitiés, qui se situent aux pôles du noyau. Dans chacun de ces amas secondaires, apparaissent deux noyaux (8) qui seraient dus à l'enveloppement de leur substance même par une expansion de la membrane du noyau primaire (9). Ce dernier ne disparaît d'ailleurs

(1) P. 280.

(2) P. 280.

(3) P. 281.

(4) P. 282.

(5) P. 283.

(6) P. 284.

(7) P. 286.

(8) P. 7.

(9) P. 8.

pas (1). Ce sont, au contraire, les noyaux secondaires qui, peu après, sont remplacés par deux masses amorphes de mucus granuleux qui se divisent à nouveau. Les quatre masses ainsi formées s'entourent à leur tour d'une membrane et donnent ainsi quatre noyaux unis par des travées cytoplasmiques aux parois de la cellule. Ces noyaux prennent plus tard une disposition tétraédrique. C'est à ce moment que le noyau primaire, demeuré jusqu'alors inchangé, difflue et disparaît (2).

Les quelques renseignements donnés par le même auteur à propos d'autres espèces se réduisent à peu de chose. Les spores de *Pellia epiphylla* sont pluricellulaires. Elles renferment des corps chlorophylliens surtout abondants dans la cellule qui donnera la papille germinale (3). Celles de *Radula complanata* renferment aussi de petits chloroplastes (4). Chez *Jungermannia bicuspidata*, par contre, la spore est remplie d'un fluide muqueux trouble, et c'est au moment de la germination que se reconnaissent des corps chlorophylliens abondants (5). Il en est de même enfin chez *Frullania dilatata*, dont les spores ont un contenu jaunâtre et granuleux dans lequel se forment de nombreux corps chlorophylliens (6).

GROENLAND [1854] signale aussi la présence de chlorophylle dans les spores mûres de *Pellia epiphylla* (7) et de *Blasia pusilla* (8). Il note aussi chez cette dernière espèce un noyau (9) qu'il retrouve dans la spore de *Radula complanata* (10).

Quarante ans s'écoulèrent ensuite durant lesquels toutes les recherches ayant pour objet les Mousses furent effectuées du point de vue anatomique et n'apportèrent aucun détail cytologique nouveau.

FARMER [1895a, 1895b] paraît être le premier qui ait appliqué les méthodes modernes à l'étude de la sporogenèse des Hépatiques ; mais, comme on pouvait s'y attendre, il

(1) P. 7.

(2) P. 8.

(3) P. 10.

(4) P. 29.

(5) P. 28.

(6) P. 27.

(7) P. 17.

(8) P. 19.

(9) P. 19.

(10) P. 16.

donne peu de détails dignes d'être retenus. Chez *Fossombronia*, les cellules archesporiales sont grandes, avec un gros noyau ayant rarement plus d'un nucléole (1). Lorsque le noyau va se diviser, deux centrosphères diamétralement opposées apparaissent (2). Autour d'elles se manifestent des fibres rayonnantes (3), que l'on retrouve aux pôles du fuseau (4). Ces centrosphères, présentes avant la méiose, ont alors l'aspect de sphères hyalines à centrosome central (5). Elles ne sont plus reconnaissables dans la spore mûre (6).

Chez *Pellia epiphylla*, on reconnaît également, près du noyau de la cellule-mère, une centrosphère renfermant un minuscule centrosome (7), et chez *Fegatella* des centrosphères analogues apparaissent lorsque la spore germe (8). Mais les radiations, d'abord présentes, s'effacent dès le stade de l'aster, et on ne peut plus ensuite distinguer les centrosphères (9).

En 1899, DAVIS étudia à nouveau la sporogénèse chez *Anthoceros lævis*. Ses résultats, obtenus par des moyens techniques plus perfectionnés, diffèrent en quelques points de ceux que MOHL (dont il ignore le travail) avait précédemment publiés.

Les cellules de l'archesporium sont cubiques. Leur cytoplasme granuleux contient de petites vacuoles, mais pas de chloroplastes. Ce dernier détail paraît étonnant à l'auteur, et il se propose d'en reprendre l'étude (10). Ces chloroplastes réapparaissent dans les cellules mères des spores. Ils sont réduits d'abord à une masse de protoplasme un peu plus dense que le reste de la cellule (11), dont on peut à peine la distinguer (12). La première certitude que l'on a de leur existence est due à l'apparition dans leur masse de grains d'amidon donnant aux chloroplastes une structure « en rayon de miel ».

Sitôt différenciés, ces chloroplastes deviennent très apparents (13), puis se divisent à deux reprises. Les quatre chloro-

(1) [1895b], p. 470.

(2) *Ibid.*, p. 470.

(3) *Ibid.*, p. 471.

(4) *Ibid.*, p. 472.

(5) *Ibid.*, p. 474.

(6) *Ibid.*, p. 480.

(7) *Ibid.*, p. 485.

(8) *Ibid.*, p. 495.

(9) *Ibid.*, p. 497.

(10) P. 91.

(11) P. 91.

(12) P. 92.

(13) P. 92.

plastides fils ont alors perdu la structure cellulaire décrite ci-dessus. Ce sont des vésicules dans lesquelles les grains d'amidon, toujours présents, ne sont plus isolés par des travées protoplasmiques (1).

Aucune centrosphère n'est présente aux pôles du fuseau (2). Quelques grains sont quelquefois situés dans ses environs, mais ce ne sont pas des centrosomes. Le protoplasme, très dense au niveau des pôles, ne contient ni granules ni vacuoles (3).

BOLLETER [1905] décrit chez *Fegatella conica* des sporogonies pleines d'un protoplasme granuleux. Les élatères renferment une grande quantité de grains d'amidon; sans doute ont-elles un rôle nourricier (4). Les sporogonies sur le point de se diviser renferment des corpuscules périphériques (5) qui disparaissent au moment de la division, tandis qu'apparaissent des grains plus fins (6). Le nucléole disparaît en se fragmentant au moment où les chromosomes apparaissent (7). Les spores mûres sont verdâtres au moment de leur mise en liberté (8).

LEWIS [1906], chez *Riccia natans*, note que les cellules entourant le tissu sporogène sont abondamment pourvues de substances nutritives. Elles fournissent ainsi aux spores des conditions favorables de croissance (9). Chez *Riccia crystallina*, les sporogonies ont un cytoplasme réticulaire présentant des granules aux points d'intersection des travées. Arrivées à leur plein développement, elles contiennent beaucoup d'huile (10). Leur noyau est sans nucléole (11), et, au moment des cinèses, il n'y a ni centrosomes ni centrosphères aux pôles du fuseau (12).

La spore contient beaucoup d'huile soluble dans le chloroforme et un petit noyau (13).

CLAPP [1912] signale des plastides amylofères dans les cellules de l'élatérophore et dans les élatères. Elle ne décrit dans la cellule mère des spores qu'un gros noyau (14), mais

(1) P. 94.

(2) P. 99.

(3) P. 100.

(4) P. 363.

(5) P. 364.

(6) P. 365.

(7) P. 364.

(8) P. 371, 376.

(9) P. 720.

(10) P. 122.

(11) P. 123.

(12) P. 122.

(13) P. 124.

(14) P. 185.

indique à nouveau des chloroplastides dans la spore mûre (1).

Les travaux de BLACK, de GRAHAM et de SCHERRER parurent presque en même temps vers la fin de l'année 1913.

BLACK [1913], dans la sporogonie de *Ricciocarpus natans*, note un cytoplasme finement réticulaire contenant des granules délicats et des globules noirs surtout visibles autour du noyau (2). Elle ne reconnaît de centrioles à aucun stade de la division méiotique (3). Le cytoplasme de la spore est peu abondant et surtout rempli de réserves huileuses.

GRAHAM [1913] reconnaît chez *Pressia commutata* des plastides situés dans le cytoplasme écumeux de la cellule mère des pores (4). Il n'y a pas de centrosome, même au moment de la mitose réductionnelle, et aucune masse de chromatine ne sort du noyau (5).

SCHERRER [1913], chez *Anthoceros Husnoti*, voit dans toutes les cellules du sporophyte jeune un gros chromatophore incurvé autour du noyau et accompagné de chondriosomes. Il retrouve ces chromatophores dans les cellules de l'archesporium, où ils gardent la même forme, et dans les cellules mères des spores, où ils ont la forme de disques plats. Ces cellules présentent en outre des chondriocontes (6). Au moment de la formation des tétrades, apparaissent des grains de grand diamètre et des anneaux se colorant comme les chondriosomes. L'auteur estime peu intéressante la question de savoir si ce sont là des corps mitochondriaux ou si leur valeur est différente (7).

GRUN [1914] donne quelques menus détails sur la sporogénèse de *Treubia insignis*. Les cellules de l'archesporium sont de dimensions considérables et contiennent généralement deux nucléoles. L'auteur n'a vu de centriole à aucun stade (8). La spore mûre est sphérique et remplie d'un cytoplasme dense contenant un gros noyau (9).

La même année, SCHERRER [1914] reprend sa note préliminaire de 1913 et la refond dans un travail d'ensemble où sont confrontées et discutées les opinions diverses émises

(1) P. 185, 188.

(2) P. 519.

(3) P. 520.

(4) P. 671.

(5) P. 676.

(6) P. 498.

(7) P. 498.

(8) P. 370.

(9) P. 375.

sur le même sujet; mais il n'ajoute que peu de chose aux faits exposés l'année précédente. Les cellules de l'embryon sont peu vacuolisées. Elles renferment des chondriosomes et un chromatophore formant une calotte coiffant le noyau. Plus tard, la columelle se différencie avec des chromatophores allongés, tandis que ceux des cellules de l'archesporium sont toujours incurvés autour du noyau (1). Les cellules initiales sporogènes renferment en outre des mitochondries, mais elles sont rares. Au contraire, les cellules mères des spores renferment des chondriocontes nombreux et des vacuoles souvent réunis en une grande cavité centrale rejetant latéralement le chromatophore et le noyau (2). Dans aucun cas, il n'y a formation de chromatophore aux dépens de chondriosomes.

La cellule mère des spores grossit. Son chromatophore se divise en deux, puis en quatre. A ce moment, elle a atteint sa grosseur définitive et ne renferme plus aucun chondrioconte.

Dans la spore formée, on voit à la surface du chromatophore des corpuscules de valeur imprécise qui deviennent de plus en plus gros. Il est, à cause de cela, difficile et même impossible de suivre le destin du chromatophore (3).

Les chromatophores se décolorent quelquefois déjà lors de la formation des quatre chromatophores fils, et toujours lors de la formation de la spore. L'amidon disparaît dans les chromatophores lorsque la spore mûrit (4).

§ II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

L'étude des spores des Hépatiques est celle qui m'a valu les plus nombreux échecs. FARMER, qui les étudia le premier par les procédés cytologiques modernes, note lui aussi la contraction constante qu'elles subissent dans le fixateur (5). En fait, soit que je n'ai pas usé d'une technique appropriée, soit que le matériel ne s'y prête pas, l'insuccès a été la règle.

(1) P. 20.

(2) P. 21.

(3) P. 23.

(4) P. 23.

(5) [1895a], p. 364.

Deux espèces seulement m'ont fourni des préparations acceptables : *Pellia Fabroniana* et *Anthoceros laevis*. Encore les résultats que j'ai obtenus sont-ils fragmentaires et, pour cette dernière espèce surtout, insuffisants. Comme on le verra tout à l'heure, le plastome des *Anthoceros* ne répond en rien à ce que nous avons vu jusqu'à présent, et il aurait été sans doute indiqué d'en présenter à part l'étude, ce que je n'aurais pas manqué de faire si j'avais pu réunir des documents assez nombreux. J'espère, malgré la difficulté où je me trouve de me procurer du matériel (1), consacrer à ce genre aberrant une étude spéciale. Pour l'instant, je les réunis aux Hépatiques décrites dans les précédents chapitres de ce travail.

1. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de REGAUD). — *Pellia Fabroniana* (fig. IX et Pl. XI, fig. 11, 12, 14, 15). — Les premiers stades de l'embryogenèse ne me sont pas connus; il m'est donc impossible de décrire le mode d'apparition des chloroplastes dans le sporophyte. Sans doute se différencient-ils aux dépens des chondriocotes présents dans l'œuf, mais je ne puis l'affirmer de façon absolue.

L'œuf, après avoir été fécondé, se segmente et donne un massif cellulaire. Ce massif, délicat, demeure inclus dans l'archégone, qui s'accroît synchroniquement et réalise ainsi une protection efficace durant les premiers stades de l'embryogenèse. C'est sans doute à ce rôle protecteur nécessaire que les parois de l'archégone doivent de s'épaissir. Originellement réduites à une seule assise cellulaire, elles en comportent au moins deux lorsque l'embryon est différencié (fig. IX).

Ces deux assises ne sont pas cytologiquement identiques. Toutes les deux renferment, il est vrai, des chloroplastes amyli-fères abondants et un noyau latéralement déjeté par de grosses vacuoles. Mais les cellules de l'assise superficielle (Pl. XI, fig. 12) se distinguent nettement des autres par une affinité plus marquée pour le vert de méthyle. La masse colorée par ce réactif n'est pas le protoplasme. Ce dernier est facile à recon-

(1) Celui que j'étudie ici m'a été obligeamment envoyé par M. le professeur L. EMBERGER, de Rabat. Je suis particulièrement heureux de l'en remercier.

naître, sinon par sa coloration, du moins par les chloroplastes qu'il renferme. Il est pariétal et périnucléaire. C'est à l'intérieur du sac protoplasmique ainsi formé que le vert de méthyle colore une substance qui est, de toute évidence, un composé phénolique intravacuolaire. Mais cette substance ne remplit

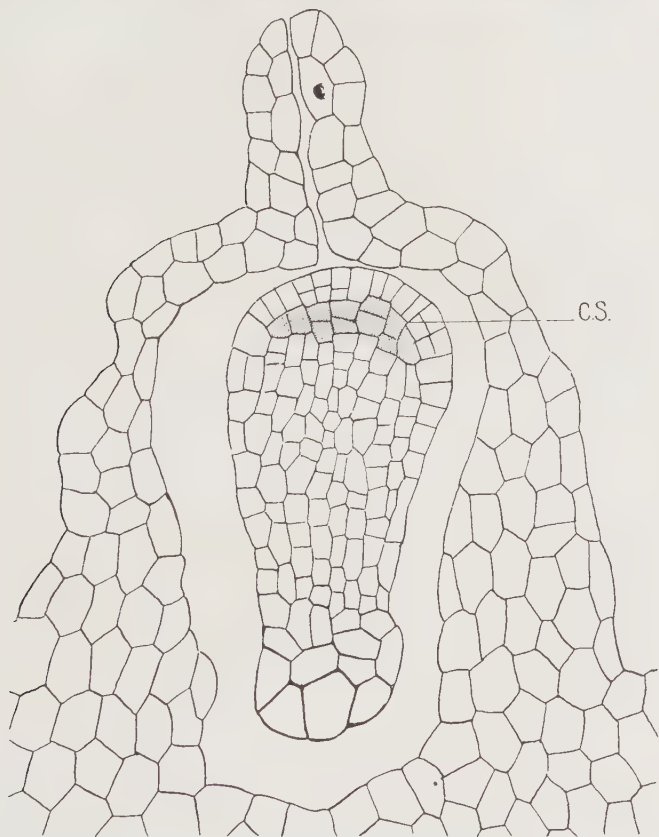


Fig. IX. — *Pellia Fabroniana*. — Sporophyte jeune encore inclus dans l'archégone, où il a pris naissance. — C.S., calotte sporogène.

pas exactement la cavité creusée dans le protoplasme, et on distingue dans son sein une — rarement plusieurs — aire incolore et régulièrement arrondie. Il est possible que la substance vacuolaire précipitée demeure, comme cela arrive souvent, périphérique par rapport à la vacuole qui la contient. Mais il faut, dans tous les cas, noter la similitude d'aspect qui existe entre une pareille structure et celle que MANGENOT

[1927] a observée chez *Monotropa hypopitys* (fig. X) parmi d'autres espèces. Je n'ai malheureusement pas eu le loisir d'étudier sur cet ensemble vacuolaire l'action du rouge neutre et de l'acide osmique. Je ne puis donc affirmer une similitude absolue entre la région colorée par le vert de méthyle dans les cellules que j'ai étudiées et la lignée vacuolaire érythrophile décrite par MANGENOT. Quoi qu'il en soit, l'œuf évolue à

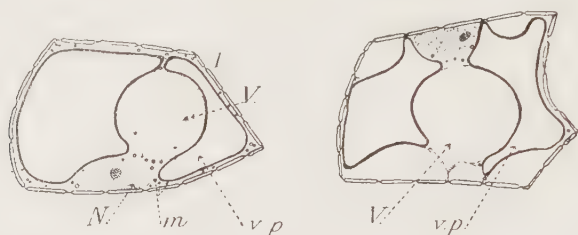


Fig. X. — Cellules épidermiques de la partie supérieure de la tige fleurie de *Monotropa hypopitys* (d'après MANGENOT [1927], fig. 1 et 3). — N, noyau ; m, microsomes ; v. p., vacuoles à composés phénoliques ; V, autres vacuoles.

l'intérieur de l'archégone ainsi constitué pour donner le sporophyte. Ce dernier présente de très bonne heure les deux régions décrites chez les Mousses sous les noms de placenta et de sporogone. Il a alors un aspect approximativement piriforme (fig. IX). Son extrémité renflée, destinée à donner le sporange, est tournée vers le haut, tandis que son extrémité rétrécie plonge dans les tissus du gamétophyte, où elle se renfle légèrement en un placenta hémisphérique. Ce placenta est formé de grosses cellules. Il se continue vers le sporange, sans marquer une solution précise de continuité.

L'archesporium se différencie très tard. Il est déjà parfaitement distinct lorsque le sporophyte est encore inclus tout entier dans l'archégone distendu. Il est constitué par une assise cellulaire doublant l'assise superficielle ou épidermique. Ces deux assises forment deux calottes à peu près hémisphériques et emboîtées l'une dans l'autre. Elles s'accroissent assez rapidement en épaisseur par un clivage tangentiel de leurs cellules.

A ce stade (fig. IX), le tissu sporogène apparaît très nettement même aux plus faibles grossissements. Il est sensible-

ment plus dense que ceux qui l'entourent, et ce caractère se traduit, dans une étude cytologique attentive, par un vacuome réduit. Les cellules qui le forment (Pl. XI, fig. 14) ont une section régulièrement rectangulaire. Leur protoplasme est parsemé de vacuoles à peu près isodiamétriques, petites et également réparties. Le chondriome est uniquement constitué par des mitochondries granuleuses situées entre les vacuoles, et, plus communément, aux nœuds du réseau formé par les travées protoplasmiques intervacuolaires.

La genèse de ces mitochondries n'a pas été suivie. Elles peuvent dériver du chondriome présent dans l'œuf par filiation directe. Elles peuvent aussi résulter de la régression des chloroplastes déjà différenciés dans les premiers moments de l'embryogenèse. Ce n'est d'ailleurs là qu'un détail secondaire si l'on admet l'idée, imposée par les faits, d'un chondriome essentiellement unitaire chez les Muscinées.

Le noyau est central et relativement gros. Son nucléole est irrégulier et mûriforme sur la préparation que j'ai dessinée. Je dois noter à son sujet que le nucléole ainsi défini n'était pas visible après une première coloration effectuée selon la méthode ordinaire. La préparation ayant pâli, j'ai dû la recolorer. C'est cette deuxième coloration qui a révélé dans le noyau le nucléole irrégulier que je viens d'y décrire.

Les cellules de l'assise superficielle (Pl. XI, fig. 15) sont peu différentes, ce qui n'est pas étonnant si l'on songe à leur origine commune. Le noyau répond à ce que je viens de décrire. La seule différence à noter est dans son nucléole, qui est ici simplement lobé. Le protoplasme est encore ici creusé de vacuoles irrégulières. Mais, à côté de mitochondries granuleuses analogues à celles que j'ai notées dans les cellules sporogènes, se trouvent quelques chloroplastes petits à vrai dire et non amylières, mais parfaitement nets.

Cette évolution vers le type adulte s'accroît encore chez les cellules profondes du sporophyte (Pl. XI, fig. 11), ce qui s'explique aisément par le fait qu'elles doivent se diviser moins activement que les autres. Le rapport nucléo-protoplasmique y est sensiblement réduit, et les vacuoles y sont à la fois moins nombreuses et plus grandes. Les travées

protoplasmiques y sont cependant aussi minces, et c'est là un symptôme de vieillissement cellulaire corroboré, d'autre part, par la présence de chloroplastes bien développés. Ces derniers sont fusiformes, de dimensions régulières, et ne renferment jamais d'amidon. Ils sont accompagnés de quelques mitochondries relativement peu abondantes, mais isodiamétriques et en tous points analogues à celles que j'ai décrites dans les autres régions du même organe.

Anthoceros laevis. — Comme je l'ai indiqué ci-dessus, le plastome des Anthocérotes répond à un type aberrant. Le « chloroplaste unique » décrit par les auteurs classiques n'est pas morphologiquement comparable aux chloroplastes présents chez les autres Muscinées. C'est un complexe fusiforme, tordu sur son axe et présentant une masse centrale de chromatocité différente. Il m'a été malheureusement impossible de suivre en détail son évolution au cours de la sporogénèse. Ce que je puis néanmoins affirmer, c'est que, s'il existe dans la spore jeune, il n'y présente plus l'aspect fusiforme spiralé qui le caractérise dans les cellules végétatives. Or, ce dernier aspect n'est pas particulier à l'*Anthoceros*, et je l'ai en particulier retrouvé dans les cellules pariétales de l'antheridie de *Fegatella conica*. Il semble répondre, dans un cas comme dans l'autre, à un type de plastome plus évolué caractérisé par un groupement de chloroplastes en une masse unique peut-être analogue au chromatophore de certaines Algues. Ce groupement qui, chez *Fegatella*, se retrouve uniquement dans des cellules appartenant à un organe très spécial, paraît être présent dans toutes les cellules du thalle d'*Anthoceros*. Mais il ne paraît pas douteux qu'il puisse, même dans ce dernier cas, régresser vers un plastome dissocié et offrir durant certaines périodes critiques un aspect normal correspondant aux types rencontrés ailleurs.

2. MATÉRIEL FIXÉ (méthode de CHAMPY). — *Pellia Fabroniana*. — L'examen des préparations obtenues par cette méthode révèle des faits analogues à ceux que j'ai décrits à propos du même matériel fixé par le liquide de REGAUD.

Les parois de l'archégone sont sensiblement épaissies.

On y reconnaît au moins deux assises de cellules renfermant toutes des chloroplastes amyliifères régulièrement fusiformes. Ces chloroplastes sont accompagnés de grains fuchsinophiles et de grains osmiophiles à peu près isodiamétriques, et dont les faibles dimensions ne permettent pas toujours un départ exact. Cependant, leur coexistence n'est pas douteuse, même lorsqu'elle n'est pas absolument évidente. La présence des premiers est en effet déjà démontrée dans les préparations obtenues par la méthode de REGAUD. Quant aux seconds, l'examen de coupes non colorées permet d'affirmer leur existence de façon indiscutable.

Ces éléments osmiophiles ne sont pas les seuls que renferme la cellule. On y reconnaît aussi, à côté d'eux, les oléocorps présents dans toutes les cellules du thalle. Ces derniers sont ellipsoïdaux et un peu plus gros que les chloroplastes.

Aucune différence notable ne se manifeste entre les cellules de l'assise superficielle et les cellules sous-jacentes. Les vacuoles à composés phénoliques si nettement indiquées dans les préparations fixées au REGAUD ne se distinguent pas nettement des autres. Cependant, dans certaines cellules épidermiques, on peut noter la présence de quelques masses irrégulières, approximativement sphériques et colorées en gris par l'acide osmique. Ces masses, généralement entourées d'une zone transparente, paraissent isolées dans des cavités intraprotoplasmiques. Elles correspondent peut-être aux substances vacuolaires précipitées.

Je ne puis ajouter que peu de détails à ceux que j'ai déjà fournis sur le sporogone. Les trois régions décrites s'y retrouvent avec les caractères cytologiques indiqués. Les cellules archesporiales ont un cytoplasme dense, à vacuoles petites et sans chloroplastes. Les cellules pariétales offrent à considérer des vacuoles plus grandes et des chloroplastes fort nets, quoique petits. Les cellules profondes sont très vacuolisées, et leurs chloroplastes répondent au type adulte.

Aucune de ces cellules ne renferme d'oléocorps proprement dits, analogues à ceux qui sont présents dans les cellules du thalle. Mais les grains osmiophiles sphériques y sont abondants. Ils sont irréguliers en diamètre et quelquefois

assez volumineux dans les cellules pariétales et profondes. On les retrouve avec les mêmes caractères cytochimiques dans les cellules sporogènes, où, cependant, ils sont beaucoup moins nombreux et de dimensions minimales.

Dans toutes ces cellules, le noyau est central et arrondi. Il renferme un nucléole unique, toujours nettement coloré et sphérique. Aussi peut-on présumer que l'aspect mûriforme ou lobé décrit dans les préparations précédentes est un artefact, dû peut-être aux manipulations nécessitées par la deuxième coloration.

Anthoceros lævis. — Comme chez toutes les Hépatiques, les grains osmiophiles correspondant à des structures oléorésineuses sont présents partout. On les retrouve dans les sporogonies sous un aspect poussiéreux. Ils y sont en effet petits, nombreux, isodiamétriques et également répartis dans le cytoplasme. Ils confluent ensuite et augmentent de volume en diminuant de nombre, en sorte que la spore mûre présente un matériel osmiophile assez abondant réparti en gouttelettes irrégulières souvent relativement grosses.

§ III. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les stades extrêmes de la sporogénèse m'ayant fait défaut, il m'est impossible de préciser le mode de formation de l'archesporium. Il paraît probable qu'il se détache par clivage de l'assise superficielle de l'embryon, mais la structure cytologique de cette assise ne m'étant pas connue à ce moment, je ne puis me prononcer pour ou contre la présence des chloroplastes dans les initiales sporogènes. Il est possible qu'ils y soient présents, et ainsi se vérifierait l'assertion émise par SCHERRER [1913, 1914] à propos d'*Anthoceros*. Mais il est également possible qu'ils en soient absents comme le notait, non sans un certain étonnement, DAVIS [1899].

Si SCHERRER n'avait pas décrit des chloroplastes persistant durant toute l'évolution du tissu sporogène, on pourrait supposer que le stade envisagé par DAVIS est quelque peu postérieur à la différenciation de l'assise archesporiale. Et en fait, mes propres observations, quoique incomplètes,

me font pencher pour cette explication. En effet, quelle que soit d'ailleurs la structure des initiales sporogènes, un moment vient où les chloroplastes sont absents des cellules qui en dérivent. Ce n'est pas là un fait nouveau. Dès 1839, MOHL décrivait chez *Anthoceros laevis* des sporocytes transparents. HOFMEISTER [1851] reconnut, lui aussi, dans ces cellules, un mucus granuleux et, chez *Jungermannia bicuspidata* et *Frullania dilatata*, la spore mûre elle-même ne développe ses chloroplastes qu'au moment de la germination. J'ai déjà noté l'indication donnée par DAVIS [1899]. Elle est corroborée par les observations de BOLLETER [1905], qui note simplement dans les sporocytes de *Fegatella conica* un protoplasme granuleux.

Le cas décrit par SCHERRER fait donc figure d'exception parmi tous les autres, et c'est une raison de plus pour tenter d'élucider cette anomalie. Les faits que j'apporte, bien qu'incomplets, montrent du moins qu'on ne peut décrire dans le tissu sporogène d'*Anthoceros* des chloroplastes analogues à ceux que l'on retrouve dans le thalle. Je ne puis encore être affirmatif en ce qui regarde leur régression à ce niveau.

Il est, par contre, certain que les autres Hépatiques se comportent comme les Mousses. Leur tissu sporogène renferme un chondriome granuleux absolument homogène se transmettant de cellule à cellule jusqu'à la spore et pouvant partiellement se différencier en chloroplaste de façon plus ou moins précoce. Ainsi s'expliquent sans doute les observations divergentes des auteurs précités, les uns (HOFMEISTER [1851, p. p.]) décrivant l'apparition de la chlorophylle lors de la germination de la spore, d'autres (HOFMEISTER [1851, p. p.], GROENLAND [1854], CLAPP [1912]) la retrouvant dès après la méiose, d'autres encore (DAVIS [1899], GRAHAM [1913]) la signalant déjà dans les sporocytes.

Peut-être l'observation de SCHERRER [1913-1914] n'est-elle qu'un cas particulier de ce processus correspondant à une différenciation plus précoce du plastome chlorophyllien.

Les corps gras déjà décrits dans la spore par LEWIS [1906] et par BLACK [1913] se retrouvent en réalité dans toutes les

cellules du sporocyte. Ils évoluent dans le tissu sporogène selon un processus analogue à celui que j'ai décrit chez les Mousses. Ce fait, joint à l'absence dans le sporophyte de cellules à oléocorps semblables à celles qui sont présentes dans le gamétophyte, suggère l'idée que les corps gras du tissu sporogène ne sont pas identiques aux oléorésines constituant les oléocorps. Si ces derniers sont des excreta ou, à tout le moins, des enclaves inutiles, les premiers, se développant comme chez les Mousses et occupant dans la spore une place prépondérante, y jouent peut-être le rôle de substances de réserve. Il est dans tous les cas impossible de rien affirmer tant qu'une étude cytochimique précise de ces corps n'aura pas été réalisée.

Je n'ai pu obtenir de préparations favorables à l'étude de la caryocinèse. Je dois donc me contenter de rappeler ici l'observation succincte de BOLLETER [1905] et de noter que la fragmentation et la disparition du nucléole qu'il décrit au moment où les chromosomes se forment correspondent peut-être à un processus cinétique analogue à celui que j'ai mis en évidence chez les Mousses.

CINQUIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

On ne trouvera ici rien d'autre qu'un résumé systématique et une synthèse des faits. Les quelques idées qui s'en dégagent n'ont de valeur que dans la mesure où elles s'appliquent à ces faits eux-mêmes, et je connais trop bien l'étroitesse relative de ce travail pour vouloir en tirer des conclusions dogmatiques. En fait, peu de recherches peuvent prétendre à un tel résultat. Ce n'est pas lui que j'ai désiré atteindre. Aussi me suis-je gardé d'attribuer aucun caractère définitif et général aux remarques qui suivent. Peut-être peuvent-elles s'étendre au delà des limites que je leur ai assignées ; il ne m'appartient pas de l'affirmer. Dans tous les cas, étant déduites d'observations réalisées chez les Bryophytes, elles ne sauraient être appliquées sans modifications aux autres groupes. Mais, ces réserves faites, je les crois suffisamment fondées et légitimes pour être retenues, du moins tant qu'aucun fait nouveau ne sera venu contredire ceux que j'ai exposés.

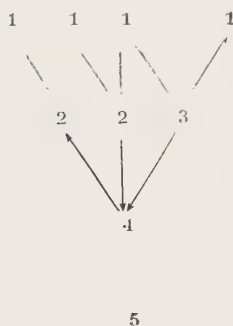
§ I. — CHONDRIOME.

Les éléments constitutifs du chondriome des Muscinées se présentent sous des formes diverses, mais assez exactement définies, et que l'on peut pratiquement réduire à cinq :

1. Chloroplaste adulte amylofère ou amylochloroplaste ;
2. Chloroplaste jeune non amylofère ou chloroplaste s. s. ;
3. Chondrioconte ;
4. Mitochondrie ;
5. Corps mitochondrial.

Ces cinq éléments, d'importance inégale, réalisent les aspects morphologiques successifs d'une même catégorie

d'organites. Il y a passage des uns aux autres et interdépendance absolue. Le schéma évolutif le plus complet est fourni par la spermatogenèse. L'initiale anthéridienne renferme en effet des amylochloroplastes (forme 1) se réduisant à la forme 2 lorsque cette initiale fonctionne comme génératrice. Puis, dans les initiales spermatogènes, ces plastes s'étirent en chondriocontes (forme 3). Ceux-ci se fragmentent (1) en mitochondries (forme 4) persistant durant toute l'évolution du tissu spermatogène et se condensant dans la spermatide en un corps mitochondrial (forme 5). Mais cette évolution totale est rare; de plus, dans le cas de la spermatogenèse, elle est unilatérale, alors qu'en réalité elle peut tout aussi bien se faire dans un sens que dans l'autre. Le schéma suivant résume ces diverses possibilités :



On peut y reconnaître que la forme 1 évolue *de* et *vers* les formes 2 ou 3. Ces deux formes régressent vers la forme 4, qui, à son tour, peut donner la forme 2 ou la forme 5.

Ce schéma met en outre en évidence deux particularités intéressantes à noter. D'abord, le retour vers la forme amylo-chloroplastique se fait avec d'autant plus de facilité que la régression a été moins complète. Aussi peut-on supposer qu'un chondriome évoluant du type II (formes 2 et 4) ou III (formes 3 et 4) vers le type I (formes 1 et 4) différenciera ses chloroplastes adultes à partir des formes 2 ou 3, bien que la forme 4 soit incontestablement capable, elle aussi, de se transformer dans le même sens. Ce détail permet d'admettre, chez les végétaux plus évolués, la présence de deux lignées constamment parallèles et indépendantes correspondant aux catégories mitochondriales « actives » et « inactives » décrites par GUILLIERMOND et ses collaborateurs. Il est en effet

(1) A ce moment, la forme *chondriomite* est réalisée. Mais elle est accidentelle et n'a pas, en fait, d'existence propre. Aussi n'ai-je pas considéré le chondriomite comme l'un des éléments permanents du chondriome et n'en ai-je tenu aucun compte dans leur énumération.

possible, comme je l'ai déjà indiqué [1927], qu'une évolution plus marquée dans le sens autotrophe entraîne une différenciation héréditairement transmise de la portion photosynthétique du chondriome, les chondriosomes ainsi spécialisés gardant, malgré leur régression morphologique très poussée, une aptitude spéciale à reformer des plastes. Une étude d'ensemble permettrait peut-être de l'affirmer formellement. Mais il est certain que, chez les Muscinées, cette dualité du chondriome n'est pas réalisée dans de nombreux tissus.

Une deuxième particularité que le même schéma permet de noter est le peu d'importance de la forme 3. Le chondriococte n'est qu'un stade de régression intermédiaire intercalé sur le trajet 1-4, dont le schéma normal semble être :

Plaste $\rightarrow$ chondriococte $\rightarrow$ chondriomite $\rightarrow$ mitochondrie, ou, du moins, la forme chondriomite étant si brève qu'on peut la considérer comme inexistante :

Plaste $\rightarrow$ chondriococte $\rightarrow$ mitochondrie.

Mais ce processus (1.3.4) peut être, nous le savons, remplacé par le processus accéléré (1.2.4) :

Plaste $\rightarrow$ mitochondrie.

C'est là une preuve, et non des moindres, de l'insignifiance fonctionnelle de la forme 3. Elle est d'ailleurs corroborée par le fait suivant : quel que soit le processus régressif, la progression compensatrice, lorsqu'il est possible de la reconnaître avec certitude, est toujours du type (4.2.1).

Il est sans doute inutile d'énumérer ici les divers tissus où se trouve répartie chacune des cinq formes. Il faut cependant noter que les mitochondries (forme 4) sont présentes dans toutes les cellules, ce qui conduit à leur attribuer un rôle physiologique important. Ce rôle est vraisemblablement un rôle trophique, comme le laisse supposer l'abondance de cette forme dans les cellules de l'assise absorbante du placenta. Remarquons enfin que la forme 5 est uniquement réalisée au cours de la spermatogenèse. Elle ne paraît pas constituer un terme extrême de différenciation. Il semble plutôt qu'elle est le résultat d'une évolution spécifique en

rapport avec la structure de l'élément mâle. Son destin pendant la fécondation ne m'est pas connu.

Cet exposé rapide des diverses formes chondriosomiennes permet d'envisager maintenant le chondriome total de la cellule. Il se présente, lui aussi, sous cinq aspects différents correspondant aux cinq formes d'évolution des plastes :

- I. — Formes 1 et 4.
- II. — Formes 2 et 4.
- III. — Formes 3 et 4.
- IV. — Forme 4.
- V. — Forme 5.

Le type I correspond au schéma normal du chondriome végétal autotrophe adulte. Il se retrouve dans les cellules ayant depuis longtemps cessé de se diviser et dont le rôle trophique s'est nettement affirmé. Il est caractérisé par la présence côte à côte de chloroplastes amylières et de mitochondries. Cependant on peut aussi, dans certains cas, y reconnaître quelques bâtonnets relativement courts. Rien ne s'oppose à ce qu'on considère ces derniers comme de vrais chondriocotes analogues à ceux que nous retrouverons dans le type III. L'étroite parenté qui unit ces diverses formes permet de considérer cette hypothèse comme vraisemblable. Pourtant, dans le cas présent, les bâtonnets en question sont généralement inclus dans d'étroites travées protoplasmiques, et on les interprète plus volontiers comme des figures de chondriodiérèse ou comme des pseudochondriocotes résultant du rapprochement passif de mitochondries préexistantes.

Le type II comprend encore des mitochondries et des plastes, mais ceux-ci sont petits et ne renferment pas d'amidon. De plus, on retrouve, entre le plastome et le chondriome s. s., toute une série de termes de passage correspondant à une différenciation constante des chloroplastes à partir des mitochondries ou à une division plus rapide de ces chloroplastes, entraînant un accroissement de leur nombre non compensé par un accroissement concomitant de substance.

Le type III est réalisé dans tous les cas où le plaste régressé se présente sous la forme 3. Il est très voisin du type II, qui

n'en diffère que par une fragmentation immédiate des chloroplastes, sans allongement préalable. L'un et l'autre peuvent être considérés comme intermédiaires entre le type I et le type IV, mais le type III répond à une évolution normale ou, du moins, ralentie, tandis que le type II réalise une évolution condensée ou, si l'on veut, tachygénétique. Ce type III se rencontre dans les cellules spermatogènes, où il marque un stade, d'ailleurs très bref, de la régression du chondriome. Dans ce cas, la différenciation se poursuit dans un sens irréductible. Au contraire, dans la cellule génératrice de l'axe, la régression des chloroplastes ne dépasse pas cette forme, et l'évolution inverse rétablit rapidement le type I.

Le type IV est constitué par des mitochondries granuleuses toutes semblables. Cette homogénéité du chondriome est déjà une indication de son unité ; mais elle n'en est pas une preuve suffisante. On sait, en effet, depuis longtemps que les plastes peuvent régresser jusqu'à se confondre avec les chondriosomes. EMBERGER [1921] s'avoue incapable de reconnaître, dans les cellules spermatogènes de Fougères, les chloroplastes dont il admet cependant l'existence (1). MANGENOT [1922] admet qu'à certaines phases du développement des Algues les plastes et les chondriosomes sont identiques, au double point de vue morphologique et histo-chimique (2). GUILLIERMOND [1924] note à nouveau que, dans les méristèmes, les chloroplastes se confondent absolument avec les chondriosomes (3). WAGNER [1927], d'après ses propres observations et celles, inédites, de DOUZE-KRIAT-CHENKO, reconnaît que les grains de pollen renferment à certains stades un chondriome granuleux homogène (4).

Mais, malgré la ressemblance évidente qui se manifeste à certaines périodes entre le plastome et le chondriome, il est toujours possible de plaider l'indépendance de ces deux séries d'éléments. Rien n'empêche d'admettre que, essentiellement différents et constamment distincts, ils manifestent, à un moment donné, une convergence morphologique qui peut les faire confondre.

(1) P. 58.

(2) P. 256.

(3) P. 118 et *passim*.

(4) P. 21, 23, 27, etc.

Or, la présence chez les Muscinées d'un corps mitochondrial répondant au type V apporte à ce problème une solution indiscutable. Car, si l'on peut, à la rigueur, admettre dans le chondriome du tissu spermatogène la persistance simultanée des deux lignées mitochondriales active et inactive (surtout si l'on donne de ces deux lignées une définition morphologique identique), leur fusionnement total en un corps homogène contredit formellement une telle opinion.

Chez les Mousses, il est vrai, une seule région de ce corps devient amylogène, et on pourrait prétendre que les mitochondries « actives » se groupent précisément à ce niveau. Mais la spermatogenèse des Hépatiques infirme catégoriquement une telle hypothèse. Le corps mitochondrial y est en effet *totale*ment amylogène, ce qui ne peut s'expliquer que par l'identité absolue des éléments dont il dérive. Comme il paraît difficile d'admettre une disparition totale de la lignée inactive au cours de la spermatogenèse, il faut bien conclure que les plastes et les mitochondries présents dans les initiales spermatogènes réalisent, en fin d'évolution, un ensemble tout à fait homogène d'éléments, non seulement morphologiquement, mais encore physiologiquement identiques.

Il reste enfin à préciser de quelle façon les cinq types décrits s'enchaînent les uns aux autres.

Dans le sens de la régression, le type I passe fréquemment au type II (anthéridie, paraphyse, etc.), moins souvent au type III (spermatogenèse, ovogenèse). Ces deux types II et III ont pour aboutissement normal le type IV, qui, lui-même dans le cas de la spermatide, continue son évolution vers le type V.

Dans le sens de la progression, ce type V évolue peut-être dans l'œuf fécondé vers un type supérieur. Il m'est malheureusement impossible de l'affirmer, car l'instant précis de la fécondation m'a constamment échappé. Il est dans tous les cas certain que le type IV évolue vers le type II (spore), et le type II vers le type I (axe, phyllidie, paroi de l'anthéridie, etc.). Mais je n'ai jamais retrouvé de progression répondant au schéma IV-III. C'est là un fait à retenir. Il appuie cette idée que le chondrioconte n'est pas une forme

essentielle du chondriome. Il peut, il est vrai, se situer éventuellement entre la forme 1 et la forme 4, et il paraît alors réaliser une déformation plus ou moins temporaire de la forme 1. Mais, lorsque la mitochondrie évolue vers le plaste, c'est toujours directement, selon le mode 4.2.1. D'ailleurs, lorsque la régression s'arrête au type III, la progression compensatrice se fait normalement par passage inverse de la forme 3 à la forme 1.

Ces diverses relations sont résumées dans le schéma ci-contre. Les traits pointillés y indiquent les relations qui n'ont jamais été observées et dont l'existence est douteuse.

En outre, ce même schéma permet de systématiser la position cytologique de ces divers types. Les types extrêmes I et V ne se rencontrent que dans des cellules au repos. Aussi les ai-je groupés sous le nom de types *acinétiques*. Les types II et III sont au contraire des types *cinétiques* constamment représentés dans des cellules en voie de division. Le fait que le type II se retrouve dans la spore et le type III dans l'œuf n'est pas en contradiction avec cette façon d'envisager les choses. En effet, la spore comme l'œuf ne sont pas des cellules définitivement quiescentes. Leur destinée en fait au contraire le type des cellules initiales génératrices, et si, pour des raisons faciles à concevoir, leur activité est momentanément suspendue, elles n'en gardent pas moins une structure morphologique en rapport avec la fonction qu'elles auront à remplir. Enfin, le type IV fréquent dans les cellules soumises à des cloisonnements répétés (tissus spermatogène et sporogène) se retrouve cependant dans certaines cellules au repos. Aussi lui ai-je donné le nom de *cinétique facultatif*.

Ces termes n'ont d'ailleurs qu'une valeur descriptive. Ils traduisent un fait. Je n'ai jamais désiré leur faire signifier autre chose. Il me paraît même dangereux pour l'instant



d'admettre, comme EMBERGER [1927] le demande, une relation de cause à effet entre l'activité cinétique de la cellule et la régression de son plastome (1). Que les deux faits soient concomitants, rien de plus juste, et LUBIMENKO [1926], dont EMBERGER, malgré une bibliographie chargée, paraît ignorer les travaux, a déjà noté une sorte d'opposition dans le développement réciproque de ces deux éléments cellulaires (2). C'est là seulement ce que j'ai voulu retenir, estimant prématuré de subordonner l'un des faits à l'autre.

Dans le même ordre d'idée, EMBERGER [1927] suppose que la régression des plastes est conditionnée par le régime hydrocarboné de la cellule qui les contient (3). Cette idée n'est pas neuve. CHODAT [1913] avait déjà montré l'action « régressive » des milieux sucrés sur les chloroplastes des Algues (4). LUBIMENKO [1926] provoqua de la même façon une atrophie et une décoloration des plastes cultivés *in vitro* (5). Mais il y a loin de cette régression expérimentale à la régression normale telle qu'elle se produit dans la cellule retournant à l'état embryonnaire. Et les quelques observations d'EMBERGER [1926] notant une abondance plus grande d'éléments hydrocarbonés dans les cellules sans chloroplastes (6) n'apportent aucune justification à son hypothèse. Une cellule sans chloroplaste doit, en effet, nécessairement recevoir de l'extérieur les aliments ternaires solubles qu'elle ne peut fabriquer ; et, à l'affirmation d'EMBERGER que la structure d'un organisme est déterminée par sa physiologie (7), on peut, avec tout autant de raison, répondre que la physiologie d'un organisme est déterminée par sa structure.

Je n'ai que peu de choses à ajouter sur l'hypothèse émise par le même auteur d'une adaptation au saprophytisme accompagnée d'une perte des chloroplastes. CHODAT [1913], puis LUBIMENKO [1926] en ont fait justice avant même qu'elle ne soit formulée. C'est dans les cas expérimentalement contrôlés par eux, à la composition chimique des substances

(1) P. 429.

(2) P. 389.

(3) P. 426-427.

(4) P. 82, 91, 220 et *passim*.

(5) P. 387.

(6) P. 357.

(7) P. 432.

organiques nutritives et non pas au mode de vie saprophyte ou parasite, qu'est due la régression du plastome (1). Je crois en apporter une preuve nouvelle, puisque le sporophyte de Muscinées, entièrement dépendant du gamétophyte, garde néanmoins des plastes fort bien conditionnés.

Je n'ai d'ailleurs pas la prétention de remplacer ces hypothèses par d'autres qui seraient peut-être plus fragiles encore. Sans vouloir nier leur intérêt ni l'élégance de leur conception, je pense qu'avant tout il ne faut pas perdre de vue la modicité de nos connaissances. Les lois qui régissent la morphogenèse des êtres vivants sont à peine soupçonnées. Or les facteurs de l'automorphose, dont la manifestation macroscopique est la forme spécifique de l'être, ont nécessairement aussi sous leur dépendance la répartition et la structure de ses tissus constitutifs. Ce sont ces facteurs dont nous devons chercher à parfaire l'étude. Malheureusement, à l'heure actuelle, on en ignore à peu près tout, sauf le nom qu'on leur a donné. Sans doute arrivera-t-on plus tard à les mieux connaître. Pour l'instant, il paraît prudent de ne pas se hâter de conclure.

En résumé, si l'on veut s'en tenir aux seuls résultats indiscutables, on retiendra de cette étude les deux points suivants :

1. La constitution cytologique des Muscinées ne peut être invoquée en faveur de l'indépendance du plastome. Contrairement à l'opinion admise, les plastes régressent suivant le schéma classique connu depuis longtemps chez les autres végétaux.

2. Chez les Muscinées, cette régression est poussée à l'extrême. En fin d'évolution, les plastes n'ont rien qui les différencie des mitochondries, ou, pour mieux dire, ils sont des mitochondries. Leur fusionnement en un corps mitochondrial homogène permet d'affirmer résolument l'identité de leur substance et de ne plus considérer le plaste comme un organite fondamentalement distinct.

Le plastome se différencie à partir du chondriome. Il en représente une partie évoluée dans un sens spécial, tandis que

(1) CHODAT, p. 91; LUBIMENKO, p. 392.

la partie non différenciée continue à remplir dans la cellule le rôle problématique qui lui est dévolu. Il n'y a pas identité entre le plastome et le chondriome s. s., mais l'origine du premier est dans le second, et c'est vers le second qu'il retourne lorsque, inutile dans la cellule, il doit en disparaître. Ce retour plus ou moins marqué donne, selon les cas, les formes 2, 3 ou 4, réalisant en fin de régression le chondriome fondamental homogène dont la fonction ne nous est pas connue.

§ II. — VACUOME.

Le double problème de la constitution et de la physiologie du vacuome est encore loin d'être résolu. Les recherches les plus récentes, sans en faire prévoir la solution prochaine, en découvrent peu à peu la complexité et font à chaque instant surgir des difficultés nouvelles. Cependant, l'importance de ces formations n'est pas douteuse : leur présence constante dans toutes les cellules en est la meilleure preuve. De la spore à l'œuf, et de l'œuf à la spore, elles se retrouvent constamment et partout durant tout le cycle évolutif du végétal. Seul, le spermatozoïde paraît en être dépourvu. Les vacuoles présentes dans la spermatide se retrouvent, il est vrai, annexées à l'élément mâle ; mais elles sont groupées dans la vésicule cytoplasmique et disparaissent avec elle. Le spermatozoïde mûr, considéré isolément, m'en a toujours paru privé, quelle qu'ait été la méthode d'investigation employée.

Il y a peut-être à cela une raison. La vacuole, telle que l'a définie pour la première fois DUJARDIN [1835] (1), répond à l'organe excréteur des unicellulaires, et toute vacuole, avec les modifications inévitables entraînées par une longue évolution, garde l'empreinte de sa fonction première (2).

(1) P. 368.

(2) On pourrait, si ce n'était sortir du cadre de ce travail, établir à ce sujet un parallèle entre les animaux et les végétaux. Les premiers, dotés d'appareils excréteurs, éliminent constamment vers l'extérieur leurs déchets métaboliques, en sorte que leurs cellules en sont à peu près complètement déchargées. Les seconds, au contraire, ne possédant pas d'organes différenciés susceptibles de transporter et d'expulser leurs excréta, les conservent sous forme d'enclave

Or le spermatozoïde est, nous le savons, réduit à sa plus simple expression cytologique. Son protoplasme n'est plus qu'une mince pellicule enveloppant le noyau. L'amidon et les plastes disparaissent, et le chondriome lui-même, centre trophique cellulaire, se condense en un amas postérieur peu abondant. Il est donc assez naturel de penser que, si le spermatozoïde se débarrasse ainsi d'éléments utiles ou utilisables, il doit, à plus forte raison, se débarrasser de ceux qui lui sont inutiles ou nuisibles. En fait, nous avons vu que, chez les Hépatiques, le spermatozoïde élimine les substances oléo-résineuses qu'il produit, et que, seul parmi les cellules du végétal, il en est complètement exempt. Il est permis de considérer comme un fait parallèle la disparition des vacuoles, organes gênants et d'ailleurs inutiles, puisque le spermatozoïde libéré, en contact immédiat avec le milieu extérieur, peut s'y débarrasser constamment des excréta éventuellement produits.

Je n'ai rencontré que très rarement les formes réticulaires signalées si souvent ailleurs. Généralement, les vacuoles sont rondes. C'est là leur forme originelle. Elles la conservent aussi longtemps qu'elles peuvent se développer librement ; lorsque leurs dimensions s'accroissent exagérément, elles subissent une déformation passive et se moulent sur les constituants cellulaires voisins. Mais ce n'est pas un tel processus qui entraîne l'apparition des rares formes réticulaires observées. Celles-ci paraissent intervenir dans les cellules adultes devenant génératrices. La cellule adulte renferme généralement une seule grande vacuole limitée par une mince couche de protoplasme. La cellule génératrice, à caractères embryonnaires, a au contraire un protoplasme abondant renfermant de nombreuses petites vacuoles. Le

et remplacent l'excrétion par une « incréation ». La vacuole ne se vide plus vers l'extérieur, mais elle se distend et s'hypertrophie, entraînant une diminution concomitante du protoplasme et un écrasement latéral progressif du noyau. Ainsi la cellule s'achemine vers sa fin. Mais à chaque instant se forment de nouvelles cellules à caractères embryonnaires, c'est-à-dire à potentialité vitale très développée, et le végétal se perpétue ainsi aux dépens et au niveau de ses génératrices, « fuyant » pour ainsi dire les cellules âgées, destinées à mourir.

passage d'un type à l'autre se traduit, en ce qui concerne le vacuome, par l'étirement et le morcellement de la grande vacuole. Ainsi, la progression vers le type adulte se traduit par une augmentation du rapport $\frac{\text{vacuome}}{\text{protoplasme}}$, tandis que la régression vers le type embryonnaire se manifeste par une diminution de ce même rapport et par un morcellement de la vacuole adulte. C'est là, toute proportion gardée, un processus assez comparable à celui qui régit les modifications du plastome. Il n'est pas sans intérêt de le noter au passage.

La coloration vitale des vacuoles se fait assez aisément par le rouge neutre. Elle est néanmoins irrégulière. Il y a à cela plusieurs raisons.

D'abord, nous l'avons vu, les cellules s'imprègnent d'autant moins facilement par les colorants vitaux qu'elles sont plus jeunes ou, du moins, plus vivantes. On conçoit d'ailleurs que, dans la plénitude de sa vitalité, la cellule se défende davantage contre l'intrusion d'éléments étrangers. Mais la constitution chimique du contenu vacuolaire joue aussi un rôle important dans sa coloration. Ce phénomène n'est pas, en effet, un fait d'ordre purement physique. L'osmose n'y joue qu'un rôle secondaire, puisque les vacuoles se colorent tout aussi bien dans le sérum salé que dans l'eau pure. En réalité, l'affinité du contenu vacuolaire pour le rouge neutre dépend surtout d'une substance érythrophile que, pour la commodité du discours, j'appellerai dorénavant vacuoline. Cette substance se présente dans la vacuole à l'état de solution colloïdale ou de précipité figuré. Dans ce dernier cas, et c'est là une preuve évidente de l'affinité de cette substance pour le colorant, les corpuscules précipités se colorent seuls, tandis que le liquide vacuolaire demeure hyalin et transparent.

Il va de soi que cette substance n'est pas chimiquement définie. Elle varie sans aucun doute d'une espèce à l'autre et même d'un tissu à l'autre. Peut-être même, dans une vacuole donnée, plusieurs corps chimiques se comportant identiquement à l'égard du rouge neutre sont-ils présents? Le fait est d'ailleurs de peu d'importance dans une étude morphologique. Mais cette idée d'une affinité chimique entre

le corps colorant et le corps coloré est particulièrement féconde, et son premier résultat est de permettre d'affirmer, en vertu de la loi de PROUST, que l'intensité de la coloration est fonction de la concentration en vacuoline.

Or, généralement, dans une cellule donnée, les vacuoles se colorent d'autant plus vivement qu'elles sont plus petites. Aussi doit-on admettre que leur concentration en vacuoline varie en raison inverse de leurs dimensions. GUILLIERMOND [1925], comme nous l'avons vu, explique ce fait par une néoformation vacuolaire, chaque vacuole ayant à son origine un granule de vacuoline (dans le cas des Champignons, c'est de la métachromatine) qui s'hydrate peu à peu. Ainsi, plus la vacuole se développe, plus sa concentration s'abaisse.

Mais, dans cette hypothèse, l'accroissement devrait être très rapide. En effet, si l'on appelle x la quantité de vacuoline qui est à l'origine d'une vacuole, la concentration du liquide vacuolaire sera à chaque instant :

$$C = \frac{x}{V} = \frac{3x}{4\pi} \cdot \frac{1}{R^3}.$$

Cette concentration varie donc en raison inverse du cube du rayon, ce qui, pour un rayon 10 fois plus grand, devrait donner une concentration 1 000 fois moins forte. Elle ne semble pas, en réalité, diminuer aussi brutalement, ce qui conduit à supposer un apport ultérieur de vacuoline parfaitement en rapport d'ailleurs avec le rôle incrèteur attribué au vacuome.

Dans ce cas, si l'on appelle a la quantité de substance éliminée par unité de surface et de temps, on pourra écrire au temps t :

$$C_t = \frac{3a}{R},$$

et au temps $t + \theta$:

$$C_{(t+\theta)} = \frac{3a}{R + \varphi},$$

φ étant l'accroissement du rayon R pendant le temps θ .
Alors :

$$\frac{C_1}{C_1 + b_1} = \frac{R + \varphi}{R},$$

d'où :

$$C(t + b) = C_1 \cdot \frac{R}{R + \varphi}.$$

Ainsi, pour une vacuole donnée de dimensions quelconques, la concentration originelle varie en raison inverse du rayon. Par conséquent, comme dans l'hypothèse précédente, la coloration diminue lorsque la vacuole augmente, mais cette diminution est moins brutale, puisque, par un rayon 10 fois plus grand, la coloration est seulement 10 fois moindre, ce qui paraît plus en accord avec les faits.

D'ailleurs, l'étude du vacuome de la paraphyse apporte à cette hypothèse un appui nouveau. Les vacuoles de la paraphyse jeune ont en effet, dans ce cas, une concentration donnée, traduite par une coloration correspondante. C'est de ces vacuoles que dérive le vacuome total de la paraphyse âgée par un simple accroissement de leur volume et sans qu'aucune néoformation puisse être reconnue. Si un apport de vacuoline n'intervenait pas durant cette évolution, la concentration du liquide vacuolaire tomberait à un taux très inférieur. Or l'observation montre que la coloration ne diminue pas sensiblement, au contraire, ce qui ne peut s'expliquer que par une incréation constante de substance érythrophile.

Il serait intéressant de suivre sur le vivant le processus évolutif de ces vacuoles, dont la concentration originelle, malgré des dimensions variables, est identique. La formule ci-dessus permet en effet de prévoir que cette concentration demeurera la même dans toutes les vacuoles, si leurs accroissements diamétraux dans le temps t sont respectivement proportionnels aux rayons. Une vérification expérimentale de ce phénomène apporterait à la théorie que j'expose une justification définitive. Il m'a été jusqu'à présent impossible de la tenter, et, bien qu'aucun des faits que j'ai notés ne soit en opposition avec elle, je ne puis, en l'absence de telles investigations, l'affirmer absolument.

Notons enfin que cette formule n'exclut pas, bien au con-

traire, l'hypothèse d'une néoformation, puisque cette néoformation correspond simplement au cas particulier où R est égal à O . Dans ce cas, en effet, l'élimination de vacuoline se fait dans une vacuole « inexistante », c'est-à-dire au sein même du protoplasme. Remarquons en outre que, si l'on porte cette valeur de R dans la formule, on a :

$$C_t = \frac{3x}{O} = \infty ;$$

donc la vacuoline éliminée dans ces conditions est entièrement privée d'eau, ce qui est en parfait accord avec l'hypothèse de GUILLIERMOND.

Pourtant, malgré ces quelques faits qui lui sont favorables, il ne faut pas se dissimuler l'insuffisance d'une telle formule. Elle n'a pas de valeur statique et ne saurait s'appliquer aux vacuoles adultes fixées dans leurs dimensions. De plus, elle n'envisage qu'un nombre restreint de facteurs, alors qu'ils sont en réalité fort nombreux et très complexes. Dans l'ordre biologique, les meilleures explications sont encore défectueuses. Il faut bien le reconnaître et avouer notre actuelle impuissance. La vie n'est pas près d'être réduite en équation.

Notons enfin que la destinée parallèle du vacuome et de l'appareil de Golgi, au moment de la formation du spermatozoïde, apporte à l'hypothèse d'une identité entre ces deux formations une vérification nouvelle. On sait que, dès 1922, GUILLIERMOND et MANGENOT admirent chez les végétaux la valeur vacuolaire de cet appareil (1). PARAT et PAINLEVÉ (1924) étendirent ces résultats à la cellule animale (2) et, se fondant sur les nombreux travaux réalisés dans ces dernières années, GUILLIERMOND put en 1927 affirmer l'identité du vacuome, de l'appareil de Golgi et des canalicules de Holmgren (3).

L'impossibilité où je me suis malheureusement trouvé d'effectuer l'étude vitale des premiers stades de la spermatogénèse ne me permet pas d'affirmer un parallélisme absolu. Il est évident que, si ce parallélisme n'était pas vérifié dans les

(1) P. 693.

(3) P. 88.

(2) P. 614.

cellules spermatogènes, l'interprétation proposée ci-dessus se trouverait profondément modifiée. Mais, dans l'état actuel de nos connaissances, le fait en question est probable, et, tant qu'aucune recherche nouvelle ne sera venue l'infirmier, on pourra le considérer comme certain.

§ III. — CORPS GRAS ET ESSENCES.

Le problème des corps gras se pose d'une façon différente chez les Mousses et chez les Hépatiques. Du moins, la présence dans ces dernières d'oléocorps spéciaux rend le problème plus complexe. Aussi doit-on examiner séparément et successivement ce qui se passe dans ces deux groupes.

La difficulté où l'on se trouve de définir microchimiquement les substances osmiophiles rend toute affirmation à leur sujet hasardeuse. Il semble pourtant que, chez les Mousses, ces substances soient de deux sortes. Une première catégorie se manifeste dans le sporophyte, où elle paraît surtout localisée au niveau de l'archesporium. On la retrouve dans les cellules sporogènes et dans les spores, et elle demeure présente dans la cellule génératrice de l'axe. Elle se transmet alors aux segments détachés de cette dernière, mais diminue peu à peu à mesure que ces cellules évoluent vers l'état adulte et finissent par disparaître totalement. Cette série de corps gras présents chez les cellules précédant et suivant la spore dans laquelle ils atteignent leur plus grande densité paraît être liée à l'évolution de cet organe disséminateur, et on est assez volontiers amené à lui attribuer le rôle de substances de réserve. Il est vrai qu'elles paraissent ne pas être consommées, du moins en totalité, au moment où cette spore germe. Elles se retrouvent, en effet, dans la cellule apicale de l'axe. Mais cette cellule apicale est la descendante directe de la spore. Elle en hérite les fonctions génératrices et, dans une certaine mesure, la structure. Il paraît d'ailleurs assez probable que cette cellule génératrice continue constamment à fabriquer des corps gras et renouvelle dans une certaine mesure la réserve qu'elle en possède. On s'expliquerait malaisément, dans le cas contraire, qu'elle en fournisse aux segments déta-

chés d'elle sans en être en définitive totalement dépourvue. Dans tous les cas, ces corps gras sont destinés à être assimilés. Quel que soit le retard apporté à un tel processus, il finit toujours par être réalisé, et leur disparition s'effectue sans qu'il en demeure aucune trace.

Il n'en est pas de même des corps osmiophiles ou sudanophiles présents dans le pédoncule anthéridien et dans la paraphyse âgée. Dans ces deux cas, l'apparition en est tardive. Ils paraissent accompagner la désorganisation cellulaire et jouer leur rôle, non pas dans le métabolisme constructif, mais dans le métabolisme destructif. Ce ne sont donc pas à proprement parler des excréta, puisqu'ils ne sont pas éliminés par la cellule saine et bien vivante, mais ce ne sont pas davantage des aliments. Ils ne sont jamais repris dans le cycle métabolique et persistent, sans changements, inclus dans une cellule destinée à disparaître.

Il semble que les oléocorps des Hépatiques aient un destin analogue. Ils apparaissent peu à peu dans la cellule. Ils augmentent à mesure qu'elle s'accroît et devient adulte. Ils ne paraissent pas être utilisés par la cellule comme un aliment, mais ils y réalisent une enclave inerte et sans doute inutile.

L'abondance relative de ces oléocorps a permis de les étudier chimiquement. DOMBRAY [1926] y reconnaît la présence d'une huile essentielle (1). C'est là un fait qui appuie l'hypothèse précédente, puisqu'en effet les essences ne sont pas des substances de réserve. Mais leur vrai rôle est incertain. Tout ce qu'il est possible d'affirmer, c'est que leur production réalise une véritable idiosyncrasie de la cellule chez les Hépatiques.

Leur mode d'apparition lui aussi est obscur. Comme l'a montré POPOVICI [1927], ce ne sont pas des dérivés vacuolaires (2). Mais, ce fait mis à part, il m'est impossible d'apporter le moindre éclaircissement au processus élaborateur dont ils sont la conséquence. On peut néanmoins leur supposer une origine protoplasmique, mais il est alors vraisemblable que leur naissance se fait sous une forme préliminaire soluble, condensée ensuite au niveau des oléocorps.

Cette dernière hypothèse n'est pas, il est vrai, nécessaire

(1) P. 77.

(2) P. 78.

pour expliquer la formation de ces oléocorps chez les Jungermanniales. Toutes leurs cellules en renferment en effet en quantité égale, et on pourrait admettre que l'huile essentielle produite à chaque instant dans le protoplasme réalise une phase dispersée se réunissant peu à peu en gouttelettes de plus en plus développées. Mais il n'en est plus ainsi chez les Marchantiales.

Ce dernier groupe, en effet, présente des cellules spécialisées dans le sens sécréteur et renfermant un oléocorps volumineux et unique développé au détriment du protoplasme et des autres constituants cellulaires. Il paraît dans ce cas bien improbable que la substance de l'oléocorps soit élaborée tout entière par la seule cellule qui le contient. On comprendrait mal, en particulier, que cette substance se forme en abondance d'autant plus grande que le protoplasme est plus réduit. Il paraît plus légitime de supposer qu'elle est produite par toutes les cellules, mais transportée, sous une forme soluble, jusqu'aux cellules, spécialisées dans le sens sécréteur, où elle est concrétisée. Le fait est d'autant plus aisé à admettre qu'un transport analogue a lieu dans l'anthéridie. Comme je l'ai montré dans le chapitre consacré à son étude, les spermatozoïdes des Hépatiques fabriquent, comme toutes les cellules de ces végétaux, de l'huile essentielle. Mais, en raison de leurs fonctions, ils doivent s'en débarrasser complètement ; aussi l'expulsent-ils vers la paroi, où on la retrouve sous un aspect figuré. Mais, durant ce trajet, elle échappe à l'observation. L'acide osmique est alors sans action sur elle. Ce n'est pas cette substance, telle qu'elle se retrouve dans les oléocorps, que le spermatozoïde élimine ; ce sont ses éléments constitutifs solubles qui, transportés loin de la cellule, se condensent et se concrétisent au niveau de certains points d'élection.

Ainsi l'huile essentielle constituant les oléocorps peut être considérée comme une substance excrétée. Éliminée par le protoplasme sous une forme soluble, elle se condense sous une forme insoluble, inactive et, par conséquent, inoffensive. Cette insolubilisation peut se faire dans la cellule elle-même chez les Jungermanniales, dans une cellule voisine chez les

Marchantiales, ou dans la membrane cellulaire durant la spermatogenèse.

Quoi qu'il en soit, la présence de ces oléocorps chez les Hépatiques gêne considérablement l'examen, et il est souvent difficile de dire si, à côté d'eux, se retrouvent des corps gras analogues à ceux que nous avons trouvés dans la spore et dans la cellule génératrice axiale des Mousses. DOMBRAY [1926], il est vrai, en affirme l'existence dans les cellules du gamétophyte, où elles forment des inclusions protoplasmiques (1) morphologiquement différentes des oléocorps. Mais les oléocorps structuralement définis ne se retrouvent pas dans le sporophyte. De plus, à partir de l'archesporium, l'évolution des substances osmiophiles durant la sporogenèse se fait comme chez les Mousses. Une conclusion formelle est donc, dans ce cas, impossible. Peut-être ces substances sont-elles des huiles essentielles analogues à celles qui constituent les oléocorps. Peut-être sont-elles des corps gras analogues à ceux que nous avons rencontrés chez les Mousses. Peut-être ces deux catégories d'éléments coexistent-elles? Leur existence respective, bien que probable dans le sporophyte, ne peut pour l'instant être catégoriquement affirmée.

§ IV. — NOYAU.

La structure du noyau quiescent dans les cellules végétatives adultes répond au schéma classique. La substance achromatique y apparaît réticulée (du moins par les techniques nucléaires). Elle est plus dense vers la périphérie; où elle s'organise en membrane, et elle sert de substratum à la substance chromatique condensée en un ou plusieurs caryosomes.

Les noyaux spermatogènes étant plus petits ont une structure plus simple. On n'y distingue plus de réticulum achromatique. Cependant la substance fondamentale est, dans ce cas encore, plus dense vers la périphérie, en sorte que le caryosome central est auréolé d'une zone plus claire. Ce caryosome peut être fragmenté et, bien souvent, plusieurs

(1) P. 100.

masses chromatiques sont présentes dans le noyau. Mais celles-ci n'ont pas la valeur de caryosomes multiples. Elles n'ont qu'une individualité passagère et, lorsqu'une mitose est sur le point d'intervenir, un seul caryosome est présent dans le noyau.

Ce caryosome a, dans le cas du noyau spermatogène, la valeur d'une caryosphère. C'est à ses dépens et par une fragmentation immédiate que les chromosomes se forment. Mais, bien que je n'aie pas observé de cinèse dans les cellules végétatives, je pense qu'un tel processus ne doit pas nécessairement s'y retrouver. Il me paraît en effet en rapport non pas avec l'espèce végétale considérée, mais avec les dimensions du noyau où il se manifeste. Il est assez naturel que la mitose soit moins complexe dans un petit noyau que dans un grand. Elle s'y simplifie et réalise un mécanisme condensé et réduit adapté au type nucléaire succinct de la cellule où il a lieu.

Le noyau peut d'ailleurs être privé de caryosome. Soit que la chromatine nucléolaire diffuse dans la cavité nucléaire, soit, ce qui est plus probable, qu'elle se transforme en une substance achromatique, le résultat toujours atteint est une homogénéisation du noyau qui perd absolument sa chromaticité spéciale.

Il est vrai que cette homogénéisation peut n'être qu'apparente. Certains noyaux en effet qui, sur certaines préparations, ne présentent aucun nucléole visible, en contiennent cependant que l'on peut mettre en évidence par d'autres techniques. Cependant, dans certains cas, les observations réalisées par diverses méthodes sont si absolument concordantes que l'on peut considérer un tel fait comme certain. Lors de la spermatogenèse, par exemple, les indications identiques fournies à ce sujet par la plupart des chercheurs sont une preuve évidente de la réalité d'un tel processus. Mais l'interprétation n'en est pas aisée. Peut-être s'agit-il simplement d'un retour du noyau vers un type moins différencié. Une pareille régression est d'ailleurs d'autant plus admissible qu'elle affecte également la cellule dans tous ses autres constituants. Peut-être aussi la disparition de la substance chromatique est-elle simplement en rapport avec l'état

acinétique absolu réalisé chez le spermatozoïde. Nous avons vu, en effet, que le rapport nucléolo-nucléaire augmente avec l'activité cinétique du noyau.

Le rapport nucléo-cytoplasmique varie lui aussi et, dans une certaine mesure, de façon analogue. Nous avons également noté qu'une sorte de balancement s'établit entre le noyau et le chondrioplastome, le premier étant généralement très développé dans les cellules en état d'activité cinétique, alors que le second y est considérablement réduit. Ce sont là des faits connus depuis longtemps. Mais il faut ajouter que les rapports nucléo-cytoplasmiques et nucléo-chondriosomiques s'exagèrent également dans le spermatozoïde pourtant dépourvu de toute activité cinétique. Aussi doit-on attribuer au noyau un rôle essentiel dans la fécondation. C'est lui qui est le centre cinétique et reproducteur de la cellule, tandis que le protoplasme et le chondriome en sont le centre trophique. Ces deux catégories d'éléments, constamment en rapport avec l'état physiologique de la cellule, en épousent les modalités. Le développement relatif du noyau traduit une activité cinétique ou reproductrice d'autant plus marquée que le chondrioplastome est plus réduit, alors que, au contraire, l'hypertrophie de ce dernier répond à une augmentation de l'activité trophique de la cellule généralement accompagnée d'une dépréciation du noyau.

Je rappelle enfin pour mémoire l'hypothèse proposée par WOODBURN [1915-1922] d'une union plus ou moins intime entre le noyau spermatique et le cytoplasme qui l'entourne. Malgré l'exactitude des faits sur lesquels elle est fondée, et bien qu'elle soit possible, il me paraît aventureux de l'accepter sans autre vérification. Il est, il est vrai, difficile de reconnaître le noyau à certaines périodes de la spermatogenèse, mais il ne s'ensuit pas nécessairement qu'à ce stade il ait diffusé dans la cellule. Il est plus vraisemblable de penser que la période critique traversée par le noyau spermatique se traduit ou bien par une modification dans ses affinités chromatiques, ou bien par une augmentation de sa fragilité vis-à-vis des réactifs employés pour la fixation. Ainsi s'expliquerait soit par un défaut de coloration, soit par une destruction totale,

l'effacement du noyau dans certaines préparations.

Aucun corps central ne se retrouve aux pôles du fuseau cinétique. Les diverses structures décrites à ce niveau (centrosomes, centrioles, grains, plaques ou capuchons polaires) appartiennent au chondrioplastome ou sont des artefacts. Cette absence des corps centraux est importante, puisqu'elle rapproche les Muscinées des végétaux supérieurs. Mais elle est plus facile à accepter chez ces derniers, qui, ne présentant à aucun moment de leur évolution de flagelles ou de cils, ne contredisent pas la théorie d'une relation génétique entre l'appareil blépharoplastique et l'appareil centrosomien. Au contraire, la constitution cytologique des Muscinées conduit à admettre dans ce groupe ou bien l'existence de flagelles sans blépharoplastes, ou bien la naissance *de novo* de cette dernière structure. Il m'est actuellement impossible d'apporter à cette question une réponse définitive. Il semble pourtant que l'hypothèse de la formation d'un blépharoplaste indépendant des centrioles ne soit pas inacceptable, puisqu'aussi bien, dans certains cas de parthénogenèse expérimentale, l'appareil centrosomien peut être néoformé.

§ V. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Il reste peu de choses à dire pour résumer et pour conclure. Les faits cytologiques ayant déjà été exposés en détail, il est inutile d'y revenir. Je rappellerai simplement ici ceux qui, par leur valeur plus générale, permettent d'envisager les rapports des Muscinées avec les groupes voisins.

L'un des plus importants a trait à la simplicité structurale de l'élément reproducteur mâle. Contrairement aux descriptions compliquées qui en avaient été fournies, les spermies des Muscinées sont simplement constituées par un corps protoplasmique réduit renfermant un noyau, un chondriome homogène et un vacuome destiné à disparaître. C'est là un plan morphologique ramené à son expression la plus élémentaire, et une pareille structure chez une cellule dont les fonctions sont si spéciales pourrait paraître surprenante. Mais, à y bien réfléchir, on s'étonne moins de voir un type

aussi simple réalisé, sinon chez le spermatozoïde, au moins chez la spermatide. Il est, en effet, assez naturel de supposer que, avant de se différencier dans un sens nouveau, la cellule régresse. Cette régression, d'autant plus marquée que la différenciation ultérieure est plus spéciale, ramène la cellule à son état morphologique le moins complexe, et la spermatide se réduit alors schématiquement aux éléments essentiels de toute cellule : protoplasme fondamental, noyau (centre cinétique et reproducteur), chondriome (centre trophique) et vacuome plus ou moins modifié (probablement centre excréteur).

On est d'ailleurs d'autant plus porté à accepter cette interprétation structurale qu'elle répond exactement à celle qui se retrouve chez la plupart des animaux. Comme on l'a vu, en effet, le spermatozoïde et surtout la spermatide répondent exactement au même type dans les deux cas. La spermatide, cellule indifférenciée, évolue dans le sens migrateur. Elle pousse un ou plusieurs flagelles. Elle s'allonge dans le sens de sa translation et, le noyau étant porté vers l'avant, sans doute à cause de sa densité plus grande, elle traîne derrière elle la majeure partie de son protoplasme renfermant le chondriome, toujours homogène, quelquefois fusionné en un corps mitochondrial.

Je ne discuterai pas les causes de cette identité presque absolue d'évolution et de structure. Il est sans intérêt, dans le présent ouvrage, de savoir s'il s'agit d'un simple fait de convergence dû à des fonctions identiques ou d'un retour à une forme ancestrale commune aux deux groupes. J'ai simplement voulu justifier, dans la mesure du possible, les conclusions que je propose et essayer d'apporter, grâce à elles, une solution définitive à un problème d'autant plus irritant que les opinions émises à son sujet paraissent plus inconciliables.

Ce parallèle entre les spermatogenèses animale et végétale ne pouvait d'ailleurs être établi que dans la mesure où les constituants cellulaires qui y participent étaient eux-mêmes comparables. Aucune objection n'était possible en ce qui concerne les protoplasmes et les noyaux ; mais le vacuome

et le chondriome demeuraient litigieux. J'ai laissé à d'autres le soin de retrouver dans la cellule animale l'homologue des éléments érythrophiles décrits dans la spermatide des Mousses, et je me suis contenté, pour ma part, de démontrer leur imprégnation possible par les méthodes golgiennes. Enfin, j'ai pu noter l'unité parfaite du chondriome et affirmer l'interdépendance et l'identité d'origine des plastes et des mitochondries.

Ainsi les Muscinées, considérées jusqu'à présent comme douées d'un plastome persistant, peuvent, en réalité, le voir régresser jusqu'au stade le moins différencié qui soit, et, de ce fait, elles rentrent dans le plan cytologique normal des autres végétaux autotrophes.

Un autre fait, d'ailleurs, plaide en faveur de cette réunion. Chez les Bryophytes, comme chez les végétaux supérieurs, il n'y a pas de corps centraux. Ainsi, et c'est là sans doute le résultat le plus important de ces recherches, non seulement les caractéristiques cytologiques des Muscinées ne les éloignent pas des végétaux supérieurs, mais encore elles les en rapprochent. Dans un cas comme dans l'autre, les plastes régressent jusqu'au stade chondriosome ; dans un cas comme dans l'autre, les corps centraux sont absents.

C'est là un résultat que l'on pouvait prévoir. En effet, en dehors des faits cytologiques, toute la morphologie des Bryophytes indique une parenté évidente entre ce groupe et les groupes supérieurs. Il serait long et déplacé de rappeler de quelle façon les Ptéridophytes se relie aux Spermatophytes par les Ptéridospermées ; mais il n'est pas sans intérêt de souligner que, outre leurs schémas évolutifs identiques, les caractères fondamentaux des Bryophytes et des Ptéridophytes sont communs. Chez les deux groupes, le gamétophyte, lorsqu'il est fixé, adhère au sol par des rhizoïdes ; il n'a pas de vraie vascularisation ; il n'a pas de vraies feuilles ; il n'a pas de stomates. Chez les deux groupes, l'œuf est inclus dans un archégone ; le sporophyte est, au moins temporairement, parasite du gamétophyte, et, lorsque sa réduction n'est pas excessive, il porte des stomates. Enfin, s'il est vrai que l'importance relative des individus haploïde et diploïde varie d'un groupe à l'autre, cette variation se

fait progressivement et sans solution brutale de continuité. En effet, bien que chez les Ptéridophytes le prothalle se réduise peu à peu en durée et en dimensions jusqu'à devenir presque inexistant chez les Hydroptéridées, il existe néanmoins une espèce *Grammitis leptophylla* dont le gamétophyte est plus développé. En outre, chez cette espèce, le sporophyte, au lieu d'être pérennant, comme c'est le cas général chez les Fougères, est annuel et, quoique muni d'une racine normale, continue, sa vie durant, à puiser dans les tissus du prothalle les quelques éléments nutritifs que ce dernier continue à lui fournir.

Ainsi, par ce type central dont la génération diploïde et la génération haploïde sont devenues équivalentes au moins par leur durée, on arrive aux Bryophytes, dont le sporophyte, atteignant l'apogée de son parasitisme, se réduit aux organes reproducteurs (sporangie) et à un suçoir (placenta). Ce dernier peut d'ailleurs disparaître lorsque le sac sporangial, immergé dans les tissus du gamétophyte, reçoit directement par toute sa surface les éléments nutritifs nécessaires à son développement. Par contre, ce gamétophyte est relativement accru. Il devient pérennant et, dans certains cas, ses formes se compliquent au point de simuler une tige et des feuilles.

Ce n'est là, bien évidemment, qu'une ébauche de comparaison. Elle ne saurait être poussée plus loin sans sortir des limites de ce travail. J'ai simplement voulu montrer que les faits macroscopiques ne contredisaient pas les faits microscopiques et que l'anatomie était d'accord avec la cytologie.

En résumé, il ne faut plus séparer les Muscinées des végétaux supérieurs. Par leur schéma évolutif comme par leurs caractères morphologiques, ils s'apparentent étroitement l'un à l'autre et, si cet enchaînement continu de formes ne doit pas nécessairement s'interpréter comme un fait génétique subordonnant les types les plus complexes aux types moins évolués, il n'en reste pas moins que les Archégoniates et les Spermatophytes manifestent une identité structurale microscopiquement traduite par des phénomènes cytologiques communs.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1803. ACHARIUS. — Methodus qua omnes detectos Lichenes secundum Organa carpomorpha ad Genera, Species et Varietates redigere atque Observationibus illustrare tentavit Erik Acharius M. D. Sectio prior. Stockholmiae, 1803).
1912. ALLEN. — Cell structure, growth and division in the antheridia of *Polytrichum juniperinum* Willd. (*Arch. f. Zellforsch.*, Bd. VIII, p. 121-188, Taf. VI, Leipzig, 1912).
1917. — The spermatogenesis of *Polytrichum juniperinum* (*Ann. of Bot.*, vol. XXXI, p. 269-291, Pl. XV, XVI, London, 1917).
1890. ALTMANN. — Die Elementarorganismen.
1923. ALVARADO. — Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von *Mnium cuspidatum* (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XLI, p. 85-96, Taf. I, Berlin, 1923).
1891. APATHY. — Ueber die « Schaumstruktur » hauptsächlich bei Muskel- und Nervenfasern (*Biol. Centralbl.*, Bd. XI, p. 78-87, Leipzig, 1891).
1907. ARENS. — Zur Spermatogenese der Laubmoose (*Inaugural Dissertation*, Bonn, 1907).
1908. ARNOLD. — Supravitale Färbung Mitochondrien ähnlicher Granula in den Knorpelzellen nebst Bemerkungen über die Morphologie des Korpelglykogens (*Anat. Anz.*, Bd. XXXII, p. 361-366, Jena, 1908).
1924. BAGCHEE. — The spermatogenesis of *Anthoceros lævis* L. (*Ann. of Bot.*, vol. XXXVIII, p. 105-111, Pl. VI, London, 1924).
1884. BARY (DE). — Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozen und Bakterien (Leipzig, 1884).
1891. BENDA. — Neue Mittheilungen über die Entwicklung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*; *Physiol. Abtheil. Jahrg.*, 1891, p. 549-552, Leipzig, 1891).
1910. BENSLEY. — On the nature of the canalicular apparatus of animals cells (*Biol. Bull.*, vol. XII, p. 111, Boston, 1910).
1835. BISCHOFF. — Bemerkungen über die Lebermoose, vorzüglich aus der Gruppen der Marchantiaceen und Riccieen, nebst Beschreibung mehrerer theils kritischer, theils neuer Arten (*Nov. Act. Acad. Cæs. L. C. Nat. Cur.*, vol. XVII, pars II, p. 911-1088, Taf. LXVII-LXXXI, Bonn, 1835).
1853. — Remarques sur l'organogénie des *Equisetum* (trad. de *Bot. Zeit.*, 1853, dans *Ann. Sc. Nat. Bot.*, série III, t. XIX, p. 232-240, Pl. IX, Paris, 1853).

1913. BLACK. — The morphology of *Riccia Frostii* Aust (*Ann. of Bot.*, vol. XXVII, p. 511-532, Pl. XXXVII-XXXVIII, London, 1913).
1905. BOLLETER. — *Fegatella conica* (L.) Corda. Eine morphologisch-physiologisch Monographie (*Beiheft. z. bot. Centralbl. orig. Arb.*, Bd. XVIII, p. 327-408, Taf. XII-XIII, Leipzig, 1905).
1904. BONNEVIE. — Zur Kenntniss der Spermiogenese bei den Gastropoden, *Enteroxenos Æstergreni* (*Biol. Centralbl.*, Bd. XXIV, p. 267-274, 306-310, Leipzig, 1904).
1904. BOUIN. — Voir PRENANT.
1924. BOUYGUES. — Contribution à l'étude comparative du chondriome des cellules animales et végétales (*Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux*, t. LXXVI, fasc. 4, p. 5-166, Bordeaux, 1924).
1927. BOWEN. — A preliminary report on the structural elements of the cytoplasm in plants cells (*Biol. Bull.*, vol. LIII, p. 179-196, Pl. I, Boston, 1927).
1890. BOWER. — On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants (*Ann. of Bot.*, vol. IV, p. 347-370, London, 1889-1891).
1921. BRACHET. — *Traité d'embryologie des Vertébrés* (Paris, 1921).
1826. BRIDEL. — *Sam.-El. a Bridel-Brideri Bryologia universa* (Lipsiæ, 1826).
1871. BUTSCHLI. — Vorläufige Mittheilung über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insekten und Crustaceen (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd. XXI, p. 402-445, Leipzig, 1871).
1914. CAJAL. — Algunas variaciones fisiologicas y patologicas del aparato reticulare de Golgi (*Trab. del lab. de Invest. biol. de la Univ. de Madrid*, t. XII, p. 127-227).
1905. CAMPBELL. — The structure and development of Mosses and Ferns (*Archegoniatae*). 2 d. ed., New-York, 1905.
1827. CANDOLLE (DE). — *Organographie végétale, ou description raisonnée des organes des plantes*, par M. Aug. Pyr. de Candolle (2 vol., Paris, 1827).
1884. CARNOY. — *La biologie cellulaire. Fasc. 1. Technique microscopique. Notions générales sur la cellule. Biologie statique : le noyau* (Lierre, 1884).
1911. CHAMPY. — Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion (*Arch. Anat. Micr.*, t. XIII, p. 54-170, Pl. II-IV, Paris, 1911-1912).
1913. CHODAT. — *Monographies d'Algues en culture pure* (Berne, 1913).
1912. CLAPP. — The Life-history of *Aneura pinguis* (*Bot. Gaz.*, vol. LIV, p. 177-193, Pl. IX-XII, Chicago, 1912).
1927. COMBES. — *La vie de la cellule végétale* (Coll. Armand Colin, Paris, 1927).
1924. COWDRY. — General cytology. A textbook of cellular structure and function for students of biologie and medicin (Chicago, 1924).
1896. DADDI. — Nouvelle méthode pour colorer la graisse dans les tissus (d'après *Giorn. d. R. Acc. d. Med. d. Torino*, 1896, dans *Arch. Ital. de Biol.*, t. XXVI, p. 143-146, Paris, 1896).
1924. DANGEARD (P.-A.). — Sur la reproduction sexuelle chez le *Marchantia polymorpha* dans ses rapports avec la structure cellulaire (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXVIII, p. 267-271, Paris, 1924).

- 1925a. DANGEARD (P.). — Plastes et cytosomes chez le *Fontinalis antipyretica* (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, t. LXXII, p. 5-9, Pl. I, Paris, 1925).
- 1925b. — Observations cytologiques sur les poils foliaires, à forme de paraphyses des *Polytrix* (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, t. LXXII, p. 125-130, Paris, 1925).
1899. DAVIS. — The spore-mother-cell of *Anthoceros* (*Bot. Gaz.*, vol. XXVIII, p. 89-109, Pl. IX-X, Chicago, 1899).
1850. DERBÈS et SOLIER. — Sur les organes reproducteurs des Algues (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série III, t. XIV, p. 261-282, Pl. XXXII-XXXVII, Paris, 1850).
1907. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN (W. et J.). — Ueber eine zweifache Reduktion bei der Bildung der Geschlechtszellen und darauf folgende Befruchtung mittels zwei Spermatozoïden und über die Individualität der Chromosomen bei einigen *Polytrichum*-arten (*Extr. du Rec. des Trav. Bot. Néerl.*, vol. IV, p. 1-44, Pl. I-II, Amsterdam, 1907).
1908. — Ueber die Spermatogenese der Moose speziell mit Berücksichtigung der Zentrosomen und Reduktionsteilungsfragen (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXVIa, p. 301-309, Taf. V, Berlin, 1908).
1910. DUESBERG. — Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales (*Arch. f. Zellforsch.*, Bd. VI, p. 40-139, Pl. III-IV, Leipzig, 1911).
1923. — Chondriosomes et bactéries dans les nodosités radicales des Légumineuses (*C. R. Ass. Anat.*, 18^e réün., p. 199-208, Paris, 1923).
1835. DUJARDIN. — Recherches sur les organismes inférieurs (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, série II, t. IV, p. 343-377, Pl. IX-XI, Paris, 1835).
1921. EMBERGER. — Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les ptéridophytes (*Arch. de Morph. génér. et expér.*, n^o 1, Paris, 1921).
1927. — Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale (*Rev. génér. de Bot.*, t. XXXIX, p. 341-363, 420-448, Pl. IX-XII, Paris, 1927).
1882. ERRERA. — L'épépisme des Ascomycètes et le glycogène des végétaux (*Thèse d'agrégation*, Bruxelles, 1882).
1907. ESCOYEZ. — Blépharoplaste et centrosome dans le *Marchantia polymorpha* (*la Cellule*, t. XXIV, p. 247-256, 1 Pl., Liège et Louvain, 1907).
- 1895a. FARMER. — Spore formation and karyokinesis in *Hepaticæ* (*Ann. of Bot.*, vol. IX, p. 363-364, London, 1895).
- 1895b. — On spore formation and nuclear division in the *Hepaticæ* (*Ann. of Bot.*, vol. IX, p. 469-523, Pl. XVI-XVIII, London, 1895).
1910. FAURÉ-FRÉMIET. Étude sur les mitochondries des protozoaires et des cellules sexuelles (*Arch. Anat. Micr.*, t. XI, p. 457-648, Pl. XIX-XXII, Paris, 1909-1910).
1894. GALEOTTI. — Ricerche sulla colorabilità delle cellule viventi (*Zeitschr. f. wiss. Mikr.*, Bd. XI, p. 172-207, Braunschweig, 1894).
1895. — Ueber die Granulationen in den Zellen (*Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. XII, p. 440-557, Pl. XII-XIII, Paris, Leipzig et Londres, 1895).
1926. GAMBIER. — Voir PARAT.
1904. GARBER. — The life history of *Ricciocarpus natans* (*Bot. Gaz.*, vol. XXXVII, p. 161-177, Pl. IX-X, Chicago, 1904).

1897. GAYET. — Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées (*Thèse de doctorat*, in *Ann. Sc. Nat. Bot.*, t. III, p. 161-258, Pl. VII-XIII, Paris, 1897).
1880. GEBEL. — Beiträge zur vergleichende Entwicklungsgeschichte der Sporangien (*Bot. Zeit.*, Bd. XXXVIII, col. 545-552, 651-571, Pl. VIII, Leipzig, 1880).
1898. — Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen (Jena, 1898-1901).
- 1898a. GOLGI. — Intorno alla struttura delle cellule nervose (*Extr. de Boll. d. Soc. med. Chir. di Pavia*, 1898, dans *Opera omnia*, vol. II, p. 643-653, Tav. XXXVII, Milano, 1903).
- 1898b. — Sur la structure des cellules nerveuses (*Arch. ital. de Biol.*, t. XXX, p. 60-71, Paris, 1898).
1908. — Une méthode pour la prompte et facile démonstration de l'appareil réticulaire interne des cellules nerveuses (*Trad. de Boll. d. Soc. med.-chir. di Pavia*, 1908, dans *Arch. ital. de Biol.*, t. XLIX, p. 268-274, Genova, 1908).
1913. GRAHAM. — Studies in nuclear division of *Preissia commutata* (*Ann. of Bot.*, vol. XXVII, p. 661-679, Pl. LIV-LV, London, 1913).
1854. GROENLAND. — Mémoire sur la germination de quelques Hépatiques (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série IV, t. I, p. 5-29, Pl. I-VI, Paris, 1854).
1914. GRÜN. — Monographische Studien an *Treubia insignis* (*Flora*, Bd. CVI, | p. 331-392, Taf. III-V, Jena, 1914).
1906. GUEGUEN. — Emploi du sudan III comme colorant mycologique, seul ou combiné au bleu-coton et à l'Iode (*Bull. Soc. Mycol. de Fr.*, t. XXII, p. 224-226, Paris, 1906).
1899. GUIGNARD. — Développement et constitution des anthérozoïdes (*Rev. génér. de Bot.*, t. I, p. 11-27, 63-78, 136-145, 175-194, Pl. II-VI, Paris, 1889).
1904. — Emploi de l'hydrate de chloral pour dissoudre la matière colorante de l'orcanette et le sudan (*Journ. de Bot.*, t. XVIII, p. 14-17, Paris, 1904).
1912. GUILLIERMOND. — Nouvelles remarques sur l'origine des chloroleucites (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXII, p. 86-89, Paris, 1912).
1922. — et MANGENOT. — Sur la signification de l'appareil réticulaire de Golgi (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXIV, p. 692-694, Paris, 1922).
1923. — Sur la coloration vitale des chondriosomes (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXIX, p. 527-529, Paris, 1923).
1924. — Nouvelles recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme de la cellule végétale (*Arch. Anat. Micr.*, t. XX, p. 1-210, Pl. I-XV, Paris, 1924).
1925. — Observations sur l'origine des vacuoles (*La Cellule*, t. XXXVI, 2^e partie, p. 217-229, Pl. I-III, Liège et Louvain, 1925).
1926. — et MANGENOT. — Revue générale des travaux de cytologie parus de 1910 à 1925 (*Rev. génér. de Bot.*, t. XXXVIII, p. 202-224, 252-272, 329-334, 401-413, 470-480, 529-544, 593-608, 659-672, 723-732, continué en 1927, Paris, 1926).
1927. — Recherches sur l'appareil de Golgi dans les cellules végétales et sur ses relations avec le vacuome (*Arch. Anat. Micr.*, t. XXIII, p. 1-98, Pl. I-IX, Paris, 1927).

1868. HANSTEIN. — Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen (*Festschrift d. Niederrhein. Gesellsch. für Natur-u. Heilkunde z. 50-jähr. Jubiläum d. Universität*, p. 109-134, Taf. III, Bonn, s. d.).
1889. HARDY. — On the structure of cell protoplasm (*Journ. of Physiol.*, vol. XXIV, p. 158, London, Cambridge, 1889).
1921. HAUPT. — Gametophyte and sex organs of *Reboulia hemisphaerica* (*Bot. Gaz.*, vol. LXXI, p. 61-74, Chicago, 1921).
1782. HEDWIG. — D. Joannis Hedwigi... *Fundamentum Historiæ Naturalis Muscorum frondosorum concernens eorum flores, fructus, seminale propagationem...* (Lipsiæ, 1782).
1784. — *Theoria Generationis et Fructificationis Plantarum Cryptogamarum...* auctore Joanne Hedwig (Petropoli, 1784).
1892. HEIDENHAIN. — Über Kern und Protoplasma (*Festschrift Herrn Geheimrat Albert von Kœlliker... gewidmet*, p. 109-166, Taf. IX-XI, Leipzig, 1892).
1896. — Noch einmal über die Darstellung der Centralkörper durch Eisenhämatoxylin nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Hämatoxylinfarben (*Zeitschr. f. wiss. Mikr.*, Bd. XIII, p. 186-199, Braunschweig, 1896).
1896. HENNEGUY. — *Leçons sur la Cellule, morphologie et reproduction* (Paris, 1896).
1904. — *Les Insectes* (Paris, 1904).
1851. HOFMEISTER. — Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Leipzig, 1851).
1863. — Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. III, p. 259-295, Pl. VIII, Berlin, 1863).
1904. HOLFERTY. — The archegonium of *Mnium cuspidatum* (*Bot. Gaz.*, vol. XXXVII, p. 106-126, Pl. V-VI, Chicago, 1904).
1840. HORNSCHUCH. — *Flora Brasiliensis...* ediderunt C. F. P. de Martius eoque defuncto successor A. G. Eichler, vol. I, pars. I. Musci exposuit C. F. Hornschuch (p. 1-99, Taf. I-IV). Musci et Lycopodineæ in lucem prodire anno 1840 (Monachii, 1840-1884).
1884. HY. — Recherches sur l'archégone et le développement du fruit des Muscinées (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série VII, t. XVIII, p. 105-206, Pl. IX-XIV, Paris, 1884).
1903. IKENO. — Beiträge zur Kenntniss der pflanzlichen Spermatogenese; die Spermatogenese von *Marchantia polymorpha* (*Beiheft. z. bot. Zentralbl.*, Bd. XV, p. 65-88, Taf. III, Jena, 1903).
1872. JANCZEWSKI (VON). — Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums (*Bot. Zeit.*, Bd. XXX, col. 377-393, 401-420, 440-443, Leipzig, 1872).
1904. JOHNSON. — The development and relationship of Monoclea (*Bot. Gaz.*, vol. XXXVIII, p. 185-205, Pl. XVI-XVII, Chicago, 1904).
1849. JUSSIEU (DE). — Rapport sur le concours du grand prix des sciences naturelles pour l'année 1847 (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série III, t. XIII, p. 366, Paris, 1849).
1922. KHOLODNYI. — Métamorphose des plastides dans les poils des feuilles submergées (en russe), (*Journ. de la Soc. Bot. Russe*, t. VII, p. 153-

- 166, 1922. Je cite d'après *Bot. Abstracts*, vol. XV, p. 54-55, Baltimore, 1926).
1907. KING. — The spermatogenesis of *Bufo lentiginosus* (*Am. Journ. Anat.*, vol. VIII, p. 345-387, Pl. I-III, Baltimore, 1907-1908).
1890. KNY. — Bau und Entwicklung von *Marchantia polymorpha* L. (Son-derabdruck aus dem Text der VIII Abt. der *Botanischen Wandtafeln*, Berlin, 1890).
1924. KONOPACKI. — Influence de l'eau distillée sur le développement des œufs de Grenouille (*Bull. Hist. Appl.*, t. I, p. 321, Paris, 1924).
1912. LAGUESSE. — Méthode de coloration vitale des chondriosomes par le vert Janus (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIII, p. 150-153, Paris, 1912).
1925. LANGERON. — Précis de microscopie (4^e éd., Paris, 1925).
- 1868a. LEITGEB. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. I. Wachstum des Stämmchens von *Fontinalis antipyretica* (*Sitzungsber. d. Math. Naturwiss. Cl. d. Kais. Ak. d. Wiss.*, Bd. LVII, Abth. I, p. 308-342, Taf. I-IV, Wien, 1868).
- 1868b. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. II. Entwicklung der Antheridien bei *Fontinalis antipyretica* (*Sitzungsber. d. Math. Naturwiss. Cl. d. Kais. Ak. d. Wiss.*, Bd. LVIII, Abth. I, p. 523-535, Taf. V-VII, Wien, 1868).
1906. LEWIS. — The embryology and development of *Riccia lutescens* and *Riccia crystallina* (*Bot. Gaz.*, vol. XLI, p. 109-138, Pl. V-IX, Chicago, 1906).
1863. LORENZ. — Moosstudien. I. Studien über Bau und Entwicklungsgeschichte der Laubmoose (p. 1-36, Taf. I-IV, Leipzig, 1864).
1867. — Studien zur vergleichende Anatomie der Laubmoose (*Flora. Jahrg.*, L, p. 241-248, 257-264, 289-297, 305-313, Taf. VIII-XII, Regensburg, 1867).
1926. LUBIMENKO. — Recherches sur les pigments de plastes et la photosynthèse (*Rev. génér. Bot.*, t. XXXVIII, p. 307-328, 381-400, Paris, 1926).
1913. LUBOSCH. — Ueber die Eireifung der Metazoen (*Ergebn. d. Anat. und Entwicklungsgesch.*, Bd. XXI, p. 244-326, Wiesbaden, 1914).
1904. MAILLARD. — Voir. PRENANT.
1900. MALLORY. — A contribution to staining methods (*Journ. of exper. Med.*, vol. V, n^o 1, p. 15-20, New-York, 1900).
1922. MANGENOT. — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasma des Algues (*Thèse de doctorat*, Paris, 1922).
1922. — Voir. GUILLIERMOND.
1924. — Sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées (*Rev. Algol.*, t. I, p. 276-421, Pl. VI-VIII, Paris, 1924).
1926. — Voir. GUILLIERMOND.
1927. — Sur la présence de vacuoles spécialisées dans les cellules de certains végétaux (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCVII, p. 342-354, Paris, 1927).
1835. MARTIUS (VON). — Conspectus Regni vegetabili secundum characteres morphologicos... in classes, ordines et familias digestis (Nürnberg, 1835).
1888. MEUNIER. — Le nucléole des Spirogyra (*La Cellule*, t. III, p. 333-407 Pl. I-II, Louvain, Gand et Liège, s. d.).

1900. MEVES. — Ueber den von V. la Valette St-Georges entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen (*Arch. Mikr. Anat.*, Bd. LVI, p. 553-606, Pl. XXVI-XXVII, Bonn, 1900).
1901. — Struktur und Histogenese der Spermien (*Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte*, Bd. XI, p. 437-516, Wiesbaden, 1902).
1904. — Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondromiten in Pflanzenzellen (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXII, p. 284, Berlin, 1904).
1912. — Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung (*Arch. Mikr. Anat.*, Bd. LXXX, Abt. II, p. 81-123, Taf. IV-VII, Bonn, 1912).
1918. — Zur Kenntniss des Baues pflanzlicher Spermien (*Arch. Mikr. Anat.*, Bd. XCXI, p. 272-311, Bonn, 1918).
1882. MEYER. — Ueber Chlorophyllkörner, Stärkebildner und Farbkörper (*Bot. Centralbl.*, Bd. XII, p. 314-317, Cassel, 1882).
1899. MIYAKE. — Makinoa, eine neue Gattung der Lebermoose aus Japan (*Hedwigia*, Bd. XXXVIII, p. 201-203, Taf. IX, Dresden, 1899).
1831. MIRBEL. — I. Recherches anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha.
1832. — II. Complément des observations sur le Marchantia polymorpha (*Mém. de l'Ac. Roy. des Sc.*, t. XIII, p. 337-436, Pl. I-IX, Paris, 1835).
1839. MOHL (VON). — Ueber die Entwicklung der Sporen von Anthoceros lævis (*Linnæa*, t. XIII, p. 273-290, Taf. V, Halle und Berlin, 1839).
1851. — Grundzuge der Anatomie und Physiologie der vegetabilische Zelle (Braunschweig, 1851).
- 1841a. MORREN. — Recherches sur le tissu cellulaire des Mousses, et en particulier sur celui des Hypnum (*Bull. Ac. Roy. Sc. et B.-Lett.*, t. VIII, 1^{re} partie, p. 68-84, Bruxelles, 1841).
- 1841b. — Recherches sur l'enchyme des Sphagnum (*Bull. Ac. Roy. Sc. et B.-Lett.*, t. VIII, 1^{re} partie, p. 164-183, Bruxelles, 1841).
- 1841c. — Recherches sur l'anatomie et la physiologie des Fontinalis (*Bull. Ac. Roy. Sc. et B.-Lett.*, t. VIII, 1^{re} partie, p. 222-237, Bruxelles, 1841).
- 1925a. MOTTE (JEAN). — Sur la cytologie des Mousses (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXI, p. 618-619, Paris, 1925).
- 1925b. — Sur l'évolution cytologique de l'anthéridie des Mousses (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXI, p. 803-805, Paris, 1925).
- 1925c. — Sur une formule permettant de calculer le nombre de générations au cours de l'évolution du tissu spermogène des Mousses (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCIII, p. 1484-1485, Paris, 1925).
- 1926a. — Sur l'évolution cytologique de l'anthérozoïde chez les Mousses (*C. R. Ass. Anat.*, 21^e réunion, p. 413-414, Nancy, 1926).
- 1926b. — Sur l'évolution cytologique de l'archégone d'*Hylocomium splendens* Hedw. (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCV, p. 608-609, Paris, 1926).
1927. — Sur la valeur du chondriome chez les végétaux verts (*C. R. Ass. Anat.*, 22^e réunion, p. 192-195, Nancy, 1927).
1918. MOTTIER. — Chondriosome and the Primordia of chloroplasts and leukoplasts (*Ann. of Bot.*, vol. XXXII, p. 91-114, pl. I, London, 1918).

1867. MÜLLER. — Die Entwicklungsgeschichte der Kapsel von Ephemerum. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Laubmoose (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. VI, p. 237-248, Taf. XIII-XIV, Leipzig, 1867-1868).
1845. NÄGELI. — Wachstumsgeschichte der Laub und Lebermoose (*Zeitschr. f. wiss. Bot.*, Heft II, p. 138-210, Taf. II-IV, Zurich, 1845).
1822. NEES VON ESENBECK. — Correspondenz (*Flora. Jahrg.*, V, Bd. I, p. 33-36, Taf. I, Regensburg, 1822).
1923. NOEL. — Recherches histo-physiologiques sur la cellule hépatique des Mammifères (*Arch. Anat. Micr.*, t. XIX, p. 1-158, Pl. I-VIII, Paris, s. d.).
1883. OGATA. — Die Veränderung der Pankreaszellen bei der Secretion (*Arch. f. Physiol.*, Jahrg., 1883, p. 405-437, Taf. VI, Leipzig, 1884).
1924. PAINLEVÉ. — Voir PARAT.
1924. PARAT et PAINLEVÉ. — Observation vitale d'une cellule glandulaire en activité. Nature et rôle de l'appareil réticulaire interne de Golgi et de l'appareil de Holmgren (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXIX, p. 612-614, Paris, 1924).
1926. — et GAMBIER. — L'appareil de Golgi des cellules génitales mâles du Discoglosse et du Cobaye (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCIV, p. 748-749, Paris, 1926).
1927. POPOVICI. — Quelques remarques sur les élaïoplastes des Hépatiques (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXV, p. 77-80, Paris, 1927).
1921. POTTIER. — Recherches sur le développement de la feuille des Mousses (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série X, t. III, p. 1-137, Pl. I-XXX, I-II, Paris, 1921).
1904. PRENANT, BOUIN et MAILLARD. — Traité d'histologie, t. I. Cytologie générale et spéciale (Paris, 1904).
1908. REGAUD. — Sur les mitochondries de l'épithélium séminal, III. Techniques-Variations histochimiques (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXV, p. 660-663, Paris, 1908).
1910. — Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les Mammifères (*suite*) (*Arch. Anat. Micr.*, t. XI, p. 291-431, Pl. XII-XV, Paris, 1909-1910).
1923. RICKETT. — Fertilization in Sphaerocarpos (*Ann. of Bot.*, vol. XXXVII, p. 225-259, Pl. III-IV, London, 1923).
1910. RUBASCHKIN. — Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen (*Anat. Heft.*, Bd. XLI, Abt. I, p. 399-431, Taf. XIX-XXII, Wiesbaden, 1910).
1912. RUDOLPH. — Chondriosomes und Chromatophoren (Beitrag zur Kritik der Chondriosomentheorien) (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXX, p. 605-629, Taf. XVIII, Berlin, 1912).
1874. SACHS. — Traité de Botanique. Traduit de l'allemand par Ph. Van Tieghem (Paris, 1874).
1911. SAPEHIN. — Ueber das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXIX, p. 491-496, Berlin, 1911).
- 1913a. — Untersuchungen über die Individualität der Plastide (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXXI, p. 14-16, Berlin, 1913).
- 1913b. — Ein Beweis der Individualität der Plastide (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXXI, p. 321-324, Taf. XIV, Berlin, 1913).

1852. SCHACHT. — Die Pflanzenzelle, der innere Bau und das Leben der Gewächse (Berlin, 1852).
1913. SCHERRER. — Die Chromatophoren und Chondriosomen von *Anthoceros* (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XXXI, p. 493-500, Taf. XX, Berlin, 1913).
1914. — Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros* (*Flora*, Bd. CVII, p. 1-56, Taf. I-III, Jena, 1915).
1880. SCHIMPER (A. F. W.). — Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner (*Bot. Zeit.*, Jahrg. 1880, col. 881-902, Taf. XIII, Leipzig, 1880).
1882. — Ueber die Gestalten der Stärkebildner und Farbkörper (*Bot. Centralbl.*, Bd. XII, p. 175-178, Cassel, 1882).
- 1885a. — Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XVI, p. 1-246, Taf. I-V, Berlin, 1885).
- 1885b. — Ueber die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde (*Kosmos*, Bd. I, p. 339-348).
1848. SCHIMPER (W. P.). — Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses (*Thèse de doctorat*, Strasbourg, 1848).
1857. — Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Sphaignes (*Sphagnum* L.) (Extr. des *Mém. présentés par divers savants à l'Ac. des Sc.*, t. XV, Paris, 1857).
1747. SCHMIEDEL. — Icones Plantarum et Analyses Partium... quas composuit D. Casimirus Christoph. Schmiedel, curante et edente Georgio Wolfgang Knorrio chalcographo Norembergensi. MDCCXLVII.
1927. SENJANINOVA. — Origin. of Plastids during sporogenesis in Mosses (*Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, Bd. VI, p. 461-492, Berlin, 1927).
1898. SHAW. — Ueber die Blepharoplasten bei *Onoclea* und *Marsilia* (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, Bd. XVI, p. 177-184, Taf. XI, Berlin, 1898).
1893. SCHOTTLANDER. — Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen (*Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, Bd. VI, p. 267-304, Taf. IV-V, Breslau, 1893).
1900. SJÖBRING. — Ueber das Formol als Fixirungsmässigkeit (Allgemeines über den Bau des lebenden Zellen) (*Anat. Anz.*, Bd. XVII, p. 273-304, Jena, 1900).
1850. SOLIER. — Voir DERBÈS.
1870. STRASBURGER. — Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung bei *Marchantia polymorpha* L. (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. VII, p. 409-422, Taf. XXVII-XXVIII, Leipzig, 1869-1870).
1851. THURET. — Recherches sur les zoospores des Algues et les anthéridies des Cryptogames. Seconde partie: Anthéridies des Cryptogames (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, série III, t. XVI, p. 5-39, Pl. I-XV, Paris, 1851).
1684. TOURNEFORT. — Éléments de Botanique ou méthode pour connaître les plantes, par M. Pitton Tournefort (Paris, 1684).
1892. TRILLIAT. — Sur les propriétés antiseptiques de la formaldéhyde (*C. R. Ac. Sc.*, t. CXIV, p. 1278-1281, Paris, 1892).
1834. UNGER. — Ueber die Anthere von *Sphagnum* (*Flora*, Jahrg. XVII, Bd. I, p. 145-152, Taf. I, Regensburg, 1834. Résumé dans *Ann. Sc. Nat., Bot.*, série II, t. II, p. 188, Paris, 1884).

1839. UNGER. — Anatomische Untersuchungen der Fortpflanzungtheile von *Riccia glauca* (*Linnaea*, t. XIII, p. 1-20, Pl. I, 1839).
1867. VALETTE SAINT-GEORGE (VON LA). — Ueber die Genese der Samenkörper Zweite Mittheilung (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. III, p. 263-278, Taf. XIV, Bonn, 1867).
1885. — Spermatologische Beiträge. Erste Mittheilung (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXV, p. 581-593, Pl. XXIV-XXV, Bonn, 1885).
1886. — Spermatologische Beiträge. Zweite Mittheilung (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVII, p. 1-12, Taf. I-II, Bonn, 1886).
1882. VAN TIEGHEM. — *Traité de Botanique*, publié en 9 fascicules de 1881 à 1884. Le faux titre et la table des matières parurent avec le dernier fascicule et en portent la date (Paris, 1884).
1927. WAGNER. — Évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen chez les Angiospermes (*Biologia generalis*, Bd. III, p. 15-66, Pl. I-II, Wien, 1927).
1913. WALKER. — On abnormal cell-fusion in the archegonium; and on spermatogenesis in *Polytrichum* (*Ann. of Bot.*, vol. XXVII, p. 115-132, Pl. XIII-XIV, London, 1913).
1925. WILSON (E.-B.). — *The cell in development and heredity*, 3^e édit. (New-York, 1925).
1911. WILSON (M.). — Spermatogenesis in the Bryophyta (*Ann. of Bot.*, vol. XXV, p. 415-457, Pl. XXXVII-XXXVIII, London, 1911).
1911. WOODBURN. — Spermatogenesis in certain Hepaticæ (*Ann. of Bot.*, vol. XXV, p. 299-313, Pl. XXV, London, 1911).
1913. — Spermatogenesis in *Blasia pusilla* (*Ann. of Bot.*, vol. XXVII, p. 93-101, pl. XI, London, 1913).
1915. — Spermatogenesis in *Mnium affine* var. *ciliaris* (Grev.) C. M. (*Ann. of Bot.*, vol. XXIX, p. 441-454, Pl. XXI, London, 1915).
1922. — Spermatogenesis in *Asterella hemisphærica* Beauv. (*Ann. of Bot.*, vol. XXXVI, p. 535-539, Pl. XX, London, 1922).
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

- Fig. 1. — *Mnium punctatum*. Cellule génératrice de l'axe (observée dans l'eau).
Fig. 2. — *Hypnum fluitans*. Cellule génératrice de l'axe (observée dans l'eau).
Fig. 3. — *Mnium punctatum*. Extrémité apicale de phyllidie jeune ; à ce stade, la cellule apicale est encore génératrice (observée dans l'eau).
Fig. 4. — *Mnium spinosum*. Anthéridie jeune (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).
Fig. 5. — *Mnium punctatum*. Anthéridie jeune ; stade à deux cellules (observée dans l'eau).
Fig. 6. — *Mnium punctatum*. Anthéridie jeune ; stade ultérieur. La cellule apicale fonctionne comme génératrice (observée dans l'eau).
Fig. 7. — *Mnium punctatum*. Anthéridie jeune ; stade ultérieur. La cellule apicale a cessé de fonctionner comme génératrice. Les segments sous-jacents ont détaché un nombre égal de cellules profondes qui sont les initiales spermatogènes (observée dans l'eau).

PLANCHE II

- Fig. 1. — *Mnium affine*. Cellule de paraphyse jeune (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).
Fig. 2. — *Mnium affine*. Cellule apicale de paraphyse plus âgée (observée dans l'eau).
Fig. 3. — *Funaria hygrometrica*. Cellule de la columelle (observée dans l'eau).
Fig. 4. — *Mnium punctatum*. Extrémité apicale d'une phyllidie plus âgée que celle que représente la figure 3 (Pl. I). La cellule apicale a cessé de fonctionner comme génératrice (observée dans l'eau).
Fig. 5. — *Rhynchostegium Megapolitanum*. Cellule phyllidienne adulte (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).

PLANCHE III

- Fig. 1. — *Hypnum fluitans*. Cellule génératrice de l'axe (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 2. — *Hypnum fluitans*. Cellule génératrice et extrémité apicale de l'axe (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 3. — *Gasterogrimmia crinita*. Cellule génératrice de l'axe (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 4. — *Hypnum fluitans*. Cellule du méristème apical, voisine du sommet de l'axe (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 5. — *Hypnum fluitans*. Cellule superficielle (sous-épidermique) de l'axe adulte (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 6. — *Hypnum fluitans*. Cellule profonde de l'axe adulte (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 7. — *Rhynchostegium Megapolitanum*. Cellule sous-épidermique de l'axe adulte (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 8. — *Rhynchostegium Megapolitanum*. Cellule profonde de l'axe adulte (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).

PLANCHE IV

- Fig. 1. — *Hypnum fluitans*. Cellule génératrice et extrémité apicale de l'axe (méthode de Champy ; sans coloration).
 Fig. 2. — *Mnium spinosum*. Coupe transversale dans une paraphyse adulte (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 3. — *Mnium spinosum*. Anthéridie jeune (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 4. — *Mnium spinosum*. Anthéridie jeune, stade ultérieur. Les initiales spermatogènes sont différenciées (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 5. — *Hylocomium splendens*. Coupe longitudinale dans une phyllidie appartenant à l'involucre du bourgeon femelle (méthode de Regaud ; hématoxyline).

PLANCHE V

- Fig. 1. — *Mnium affine*. Coupe longitudinale dans le tiers supérieur d'une anthéridie (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 2. — *Mnium spinosum*. Cellule spermatogène appartenant à une anthéridie dont le tissu spermatogène approximativement cylindrique présente cinq cellules sur son diamètre (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 3 et 4. — *Mnium spinosum*. Cellules spermatogènes. Stade ultérieur à huit cellules diamétrales (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 5 et 6. — *Mnium spinosum*. Cellules spermatogènes. Stade ultérieur (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 7. — *Marchantia polymorpha*. Anthéridie jeune (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 8. — *Marchantia polymorpha*. Cellule spermatogène d'une anthéridie plus âgée (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 9. — *Marchantia polymorpha*. Cellule pariétale de la même anthéridie (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 10. — *Marchantia polymorpha*. Cellules spermatogènes à un stade ultérieur (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 11 et 12. — *Mnium spinosum*. Spermatozoïdes adultes (méthode de Regaud ; hématoxyline de Mallory).
 Fig. 13. — *Hylocomium splendens*. Cellule voisine du sommet de l'axe archégoniophore (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 14. — *Hylocomium splendens*. Cellule initiale de l'archégone (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 15. — *Hylocomium splendens*. Cellule initiale de l'archégone, stade ultérieur. La polarisation de la cellule s'est accentuée (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 16. — *Hylocomium splendens*. Cellule profonde de l'archégone (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 17. — *Hylocomium splendens*. Stade ultérieur de la même cellule (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 18. — *Hylocomium splendens*. Œuf après la séparation de la cellule du canal du ventre (méthode de Regaud ; hématoxyline).

PLANCHE VI

- Fig. 1. — *Mnium punctatum*. Cellule spermatogène. Stade précoce avec chondriocontes (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 2 et 3. — *Mnium punctatum*. Cellules spermatogènes ; deux stades ultérieurs. Les chondriocontes s'égrènent (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 4 à 7. — *Mnium punctatum*. Spermatozoïdes à divers stades évolutifs. Les grains mitochondriaux se condensent en un corps mitochondrial situé à l'extrémité du noyau (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 8. — *Mnium punctatum*. Spermatozoïde. Le corps mitochondrial a sécrété un grain d'amidon à l'une de ses extrémités (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 9. — *Mnium punctatum*. Spermatozoïde jeune. Le corps mitochondrial commence à résorber son grain d'amidon (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).

- Fig. 10 et 11. — *Mnium punctatum*. Spermatide plus âgée. Le grain d'amidon est totalement résorbé (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 12 à 14. — *Mnium affine*. Cellules spermatogènes d'âges divers. Les nucléoles sont fragmentés et diminuent progressivement de volume (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 15 et 16. — *Funaria hygrometrica*. Spermatides présentant un corps mitochondrial amyli fère (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 17. — *Mnium affine*. Cellule initiale spermatogène (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 18. — *Mnium affine*. Cellule spermatogène, stade ultérieur. On notera la diminution de volume du caryosome (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 19. — *Mnium affine*. Cellule spermatogène se préparant à la mitose. Le volume du caryosome s'accroît (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 20. — *Mnium affine*. Cellule spermatogène. Le caryosome se fragmente en chromosomes (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 21 et 22. — *Mnium affine*. Cellules spermatogènes. Métaphase et anaphase (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 23 et 24. — *Mnium affine*. Cellules spermatogènes appartenant aux dernières générations. Le caryosome diminue et perd sa chromaticité (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 25. — *Mnium affine*. Cellule pariétale de l'anthéridie contenant la spermatide représentée par la figure 24 (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).

PLANCHE VII

- Fig. 1. — *Gasterogrimmia crinita*. Cellule de l'axe du gamétophyte au voisinage du placenta (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 2. — *Mnium affine*. Anthéridie jeune. On notera les segments en chevrons successivement détachés de la cellule apicale génératrice (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 3. — *Gasterogrimmia crinita*. Cellule de l'assise superficielle du placenta (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 4. — *Hypnum fluviatans*. Cellule de l'axe jeune au voisinage du sommet (méthode de Champy ; sans coloration).
- Fig. 5. — *Hypnum fluviatans*. Cellule de l'axe jeune au voisinage du sommet (méthode de Champy ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 6. — *Hypnum fluviatans*. Deux cellules profondes de l'axe (méthode de Champy ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 7. — *Mnium punctatum*. Extrémité supérieure d'anthéridie jeune (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).

PLANCHE VIII

- Fig. 1 à 4. — *Mnium punctatum*. Spermatides, après l'apparition de la vacuole érythrophile (observées dans l'eau).
- Fig. 5. — *Mnium punctatum*. Spermatide, après l'apparition de la vésicule amyli fère (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre, salée à 7 p. 1 000).
- Fig. 6. — *Mnium punctatum*. Spermatide à vacuole érythrophile fragmentée (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre, salée à 7 p. 1 000).
- Fig. 7 et 8. — *Mnium punctatum*. Spermatide ; la vacuole érythrophile a complètement disparu. La vésicule amyli fère persiste (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).
- Fig. 9. — *Mnium punctatum*. Spermatozoïde, peu après son évacuation. La vésicule amyli fère est très distendue et près d'éclater (observé dans une solution aqueuse de rouge neutre).
- Fig. 10 et 11. — *Mnium affine*. Spermatozoïde avant son évacuation. La vésicule amyli fère est contractée et colorée en vert (observés dans une solution aqueuse de vert Janus salée à 7 p. 1 000).
- Fig. 12 et 13. — *Mnium punctatum*. Spermatide, avant l'apparition de la vésicule amyli fère (observée dans l'eau iodée).

- Fig. 14. — *Mnium punctatum*. Spermatide, après l'apparition de la vésicule amylière (observée dans l'eau iodée).
 Fig. 15. — *Mnium punctatum*. Spermatozoïde peu avant son évacuation (observé dans l'eau iodée).
 Fig. 16 à 18. — *Polytrichum formosum*. Spermatide après l'apparition de la vacuole érythrophile (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).
 Fig. 19. — *Polytrichum formosum*. Spermatide à vacuoles érythrophiles multiples. La vésicule amylière est apparue (observée dans une solution aqueuse de rouge neutre).
 Fig. 20. — *Polytrichum formosum*. Spermatozoïde jeune. La vacuole érythrophile régresse (observé dans une solution aqueuse de rouge neutre).
 Fig. 21. — *Polytrichum formosum*. Spermatozoïde un peu avant son évacuation. La vacuole érythrophile est fragmentée (observé dans une solution aqueuse de rouge neutre).
 Fig. 22. — *Polytrichum formosum*. Spermatozoïde au moment de son évacuation. La vacuole érythrophile a disparu. La vésicule amylière subsiste (observé dans une solution aqueuse de rouge neutre).
 Fig. 23. — *Funaria hygrometrica*. Spore jeune (observée dans l'eau).
 Fig. 24. — *Funaria hygrometrica*. Spore jeune (après action du sudan lactique, à chaud).

PLANCHE IX

- Fig. 1. — *Funaria hygrometrica*. Cellule du sommet de l'axe archégoniophore (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 2. — *Funaria hygrometrica*. Cellule de la paroi de l'archégone (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 3. — *Funaria hygrometrica*. Cellule profonde de l'archégone (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 4. — *Hylacomium splendens*. Cellule de la paroi de l'archégone (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 5 et 6. — *Funaria hygrometrica*. Cellules de l'archesporium (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 7. — *Gasterogrimmia crinita*. Cellules de l'archesporium (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 8. — *Gasterogrimmia crinita*. Cellule de la columelle (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 9. — *Funaria hygrometrica*. Cellule appartenant à la dernière génération sporogène (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 10. — *Funaria hygrometrica*. Sporogonie (méthode de Bataillon ; safranine + vert lumière).
 Fig. 11. — *Funaria hygrometrica*. Sporogonie en voie de division (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
 Fig. 12. — *Funaria hygrometrica*. Spore mûre (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 13 et 14. — *Bryum caespititium*. Spore mûre (méthode de Regaud ; hématoxyline).
 Fig. 15. — *Rhynchostegium Megapolitanum*. Extrémité apicale de feuille jeune (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 16. — *Funaria hygrometrica*. Cellule de l'archesporium (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 17. — *Funaria hygrometrica*. Cellule de l'archesporium (méthode de Champy ; sans coloration).
 Fig. 18 et 19. — *Mnium affine*. Spermatides (imprégnation urano-argentique de Cajal). Le chondriome est imprégné dans la figure 19.

PLANCHE X

- Fig. 1 et 2. — *Fegatella conica*. Cellules spermatogènes ; divers stades de caryocinèse (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
 Fig. 3. — *Pellia Fabroniana*. Deux cellules spermatogènes appartenant aux premières générations (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
 Fig. 4. — *Fegatella conica*. Cellules spermatogènes (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).

- Fig. 5. — *Pellia Fabroniana*. Cellules spermatogènes de dernière génération (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 6. — *Fegatella conica*. Spermatide vue de face (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 7. — *Fegatella conica*. Une paire de spermatides, vue de profil (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 8. — *Fegatella conica*. Cellules spermatogènes de dernière génération (méthode de Bataillon ; hématoxyline).
- Fig. 9. — *Pellia Fabroniana*. Spermatides vues de profil (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 10 et 11. — *Pellia Fabroniana*. Spermatides ; face et profil du même stade (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 12. — *Pellia Fabroniana*. Spermatides plus évoluées, vues de profil, et correspondant à une coupe optique de la figure 14 (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 13. — *Pellia Fabroniana*. Spermatide, stade ultérieur, vue de face (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 14. — *Pellia Fabroniana*. Vue de face du stade représenté par la figure 12 (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 15. — *Pellia Fabroniana*. Spermatozoïde jeune. Le capuchon fuchsinophile s'est allongé. Le corps mitochondrial s'est réduit (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 16. — *Pellia Fabroniana*. Spermatozoïde voisin de la maturité (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 17. — *Pellia Fabroniana*. Stade analogue à celui que représente la figure 15 (méthode de Regaud ; hématoxyline).
- Fig. 18. — *Marchantia polymorpha*. Cellule de la paroi de l'archégone (méthode de Champy ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 19. — *Fegatella conica*. Cellule spermatogène (méthode de Champy ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 20. — *Fegatella conica*. Cellule spermatogène à un stade antérieur (méthode de Champy ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 21. — *Pellia Fabroniana*. Spermatozoïdes voisins de la maturité (méthode de Champy ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 22. — *Pellia Fabroniana*. Spermatides au stade du corps mitochondrial (méthode de Champy ; fuch sine + vert de méthyle).

PLANCHE XI

- Fig. 1. — *Lunularia cruciata*. Cellule initiale d'archégone après sa première division (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 2 et 3. — *Lunularia cruciata*. Œuf mûr (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 4. — *Lunularia cruciata*. Cellule de la paroi de l'archégone adulte (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 5. — *Lunularia cruciata*. Cellule du massif archégoniophore (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 6. — *Lunularia cruciata*. Œuf jeune (méthode de Champy ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 7. — *Lunularia cruciata*. Œuf âgé, non fécondé, à chondriome vésiculeux (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 8. — *Lunularia cruciata*. Œuf mûr (méthode de Bataillon ; safranine + vert Lumière).
- Fig. 9. — *Lunularia cruciata*. Paroi de l'archégone jeune (méthode de Champy ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 10. — *Hylocomium splendens*. Œuf âgé, à chondriome vésiculeux ; comparer avec la figure 7 (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 11. — *Pellia Fabroniana*. Cellule profonde du sporogone (méthode de Regaud ; fuch sine + vert de méthyle).
- Fig. 12. — *Pellia Fabroniana*. Cellule superficielle d'un archégone âgé distendu autour

- d'un sporogone en voie d'évolution (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 13. — *Lunularia cruciata*. Cellule du massif archégoniophore (méthode de Champy ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 14. — *Pellia Fabroniana*. Cellule sporogène précoce (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
Fig. 15. — *Pellia Fabroniana*. Cellule de l'assise superficielle recouvrant la calotte sporogène (méthode de Regaud ; fuchsine + vert de méthyle).
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

La Montagne Noire.

Les Centres organisateurs du développement dans l'œuf des Amphibiens.

Vu et approuvé :

Paris, le 10 Mars 1928.

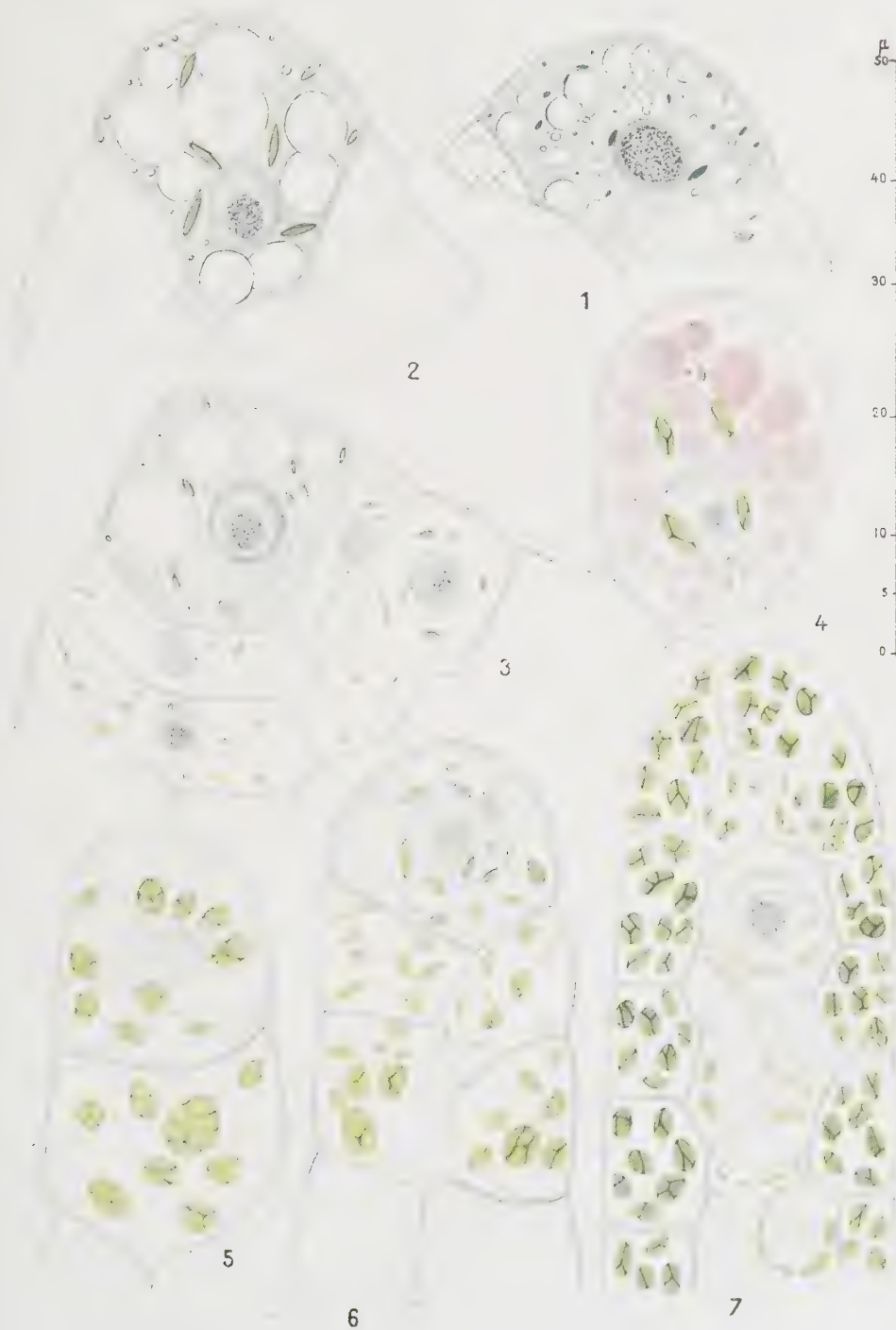
Le Doyen de la Faculté des Sciences,

C. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

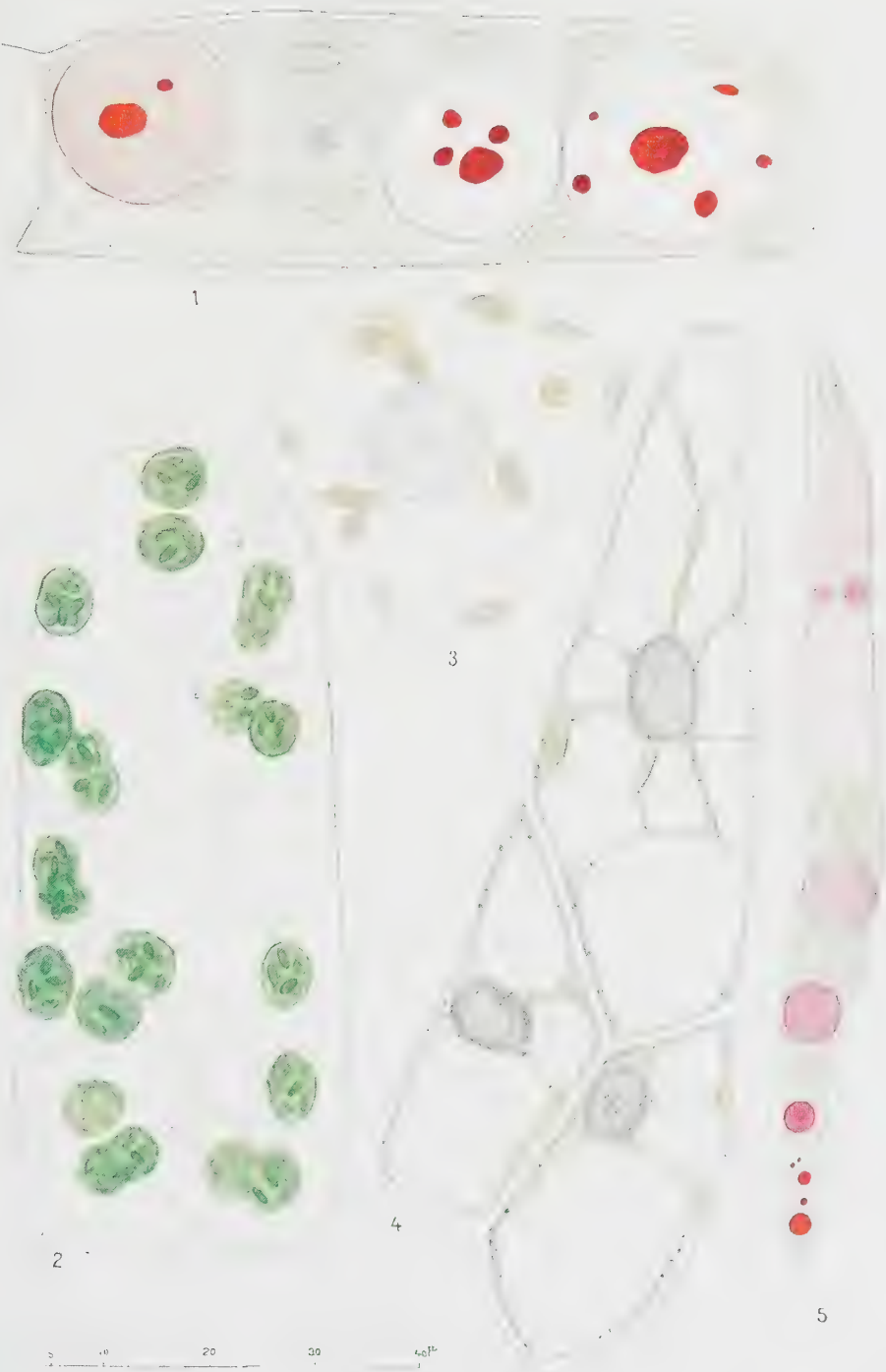
Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.



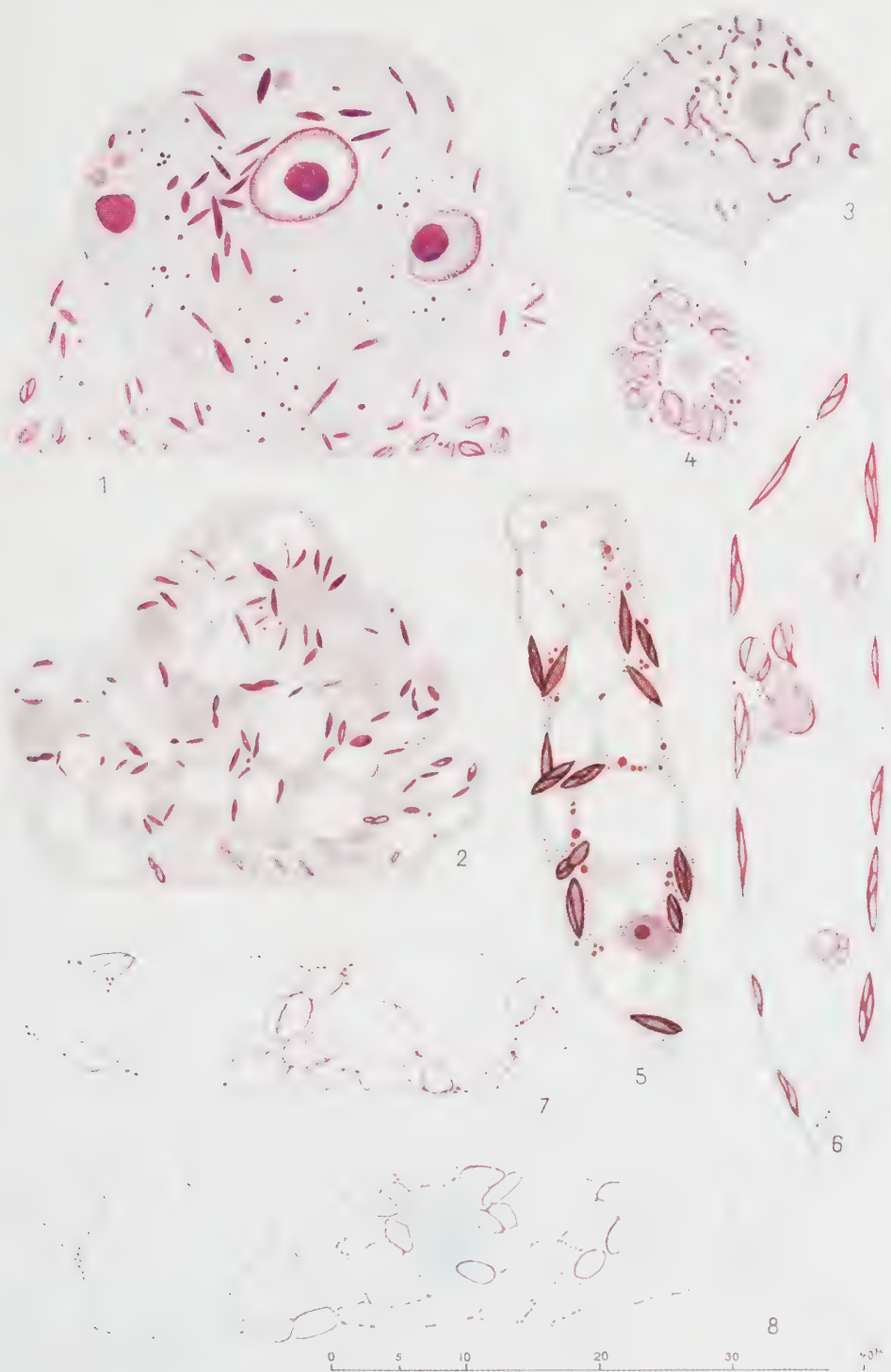
J. Motte, del.

MUSCINÉES



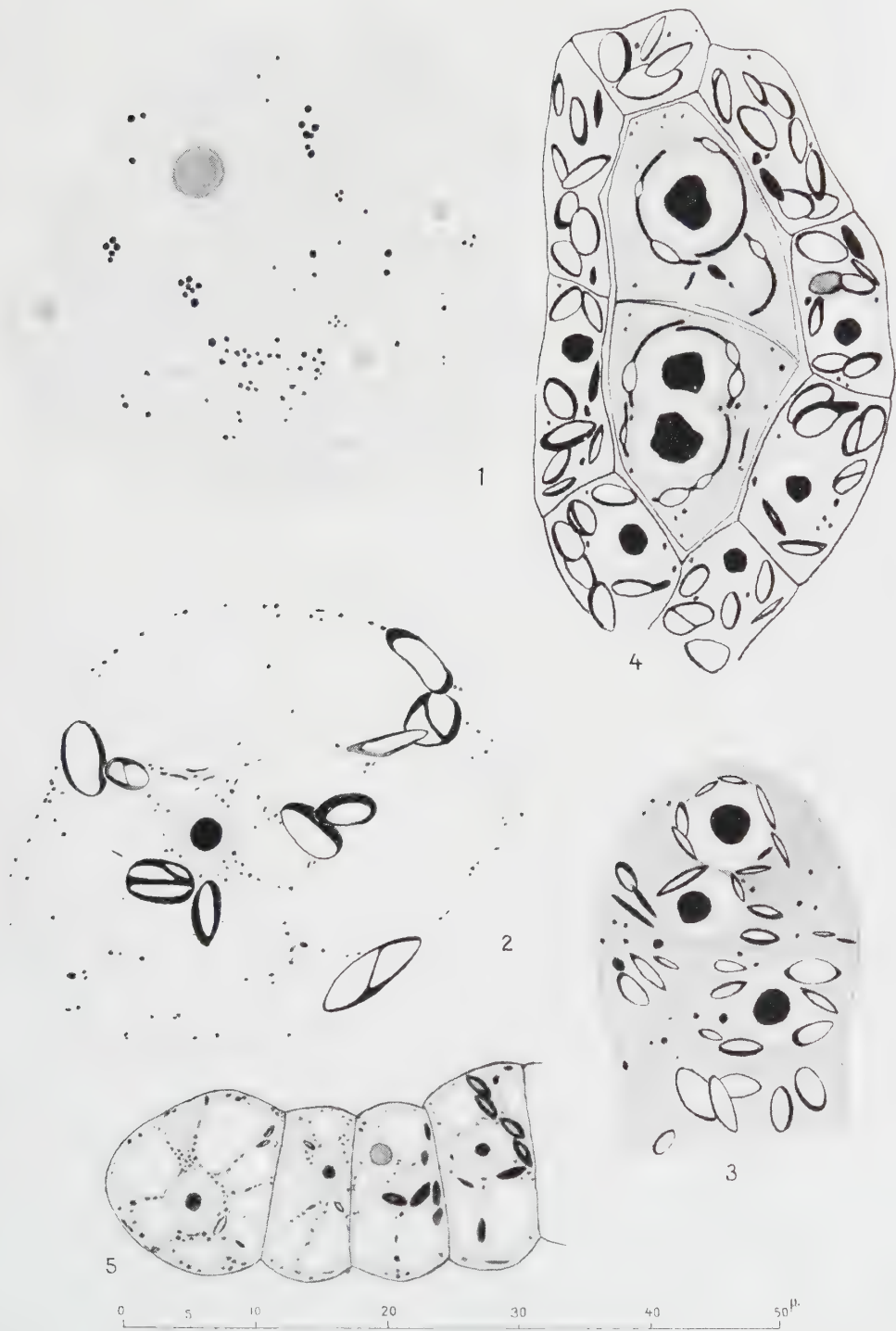
J. Motte, del.

MUSCINÉES



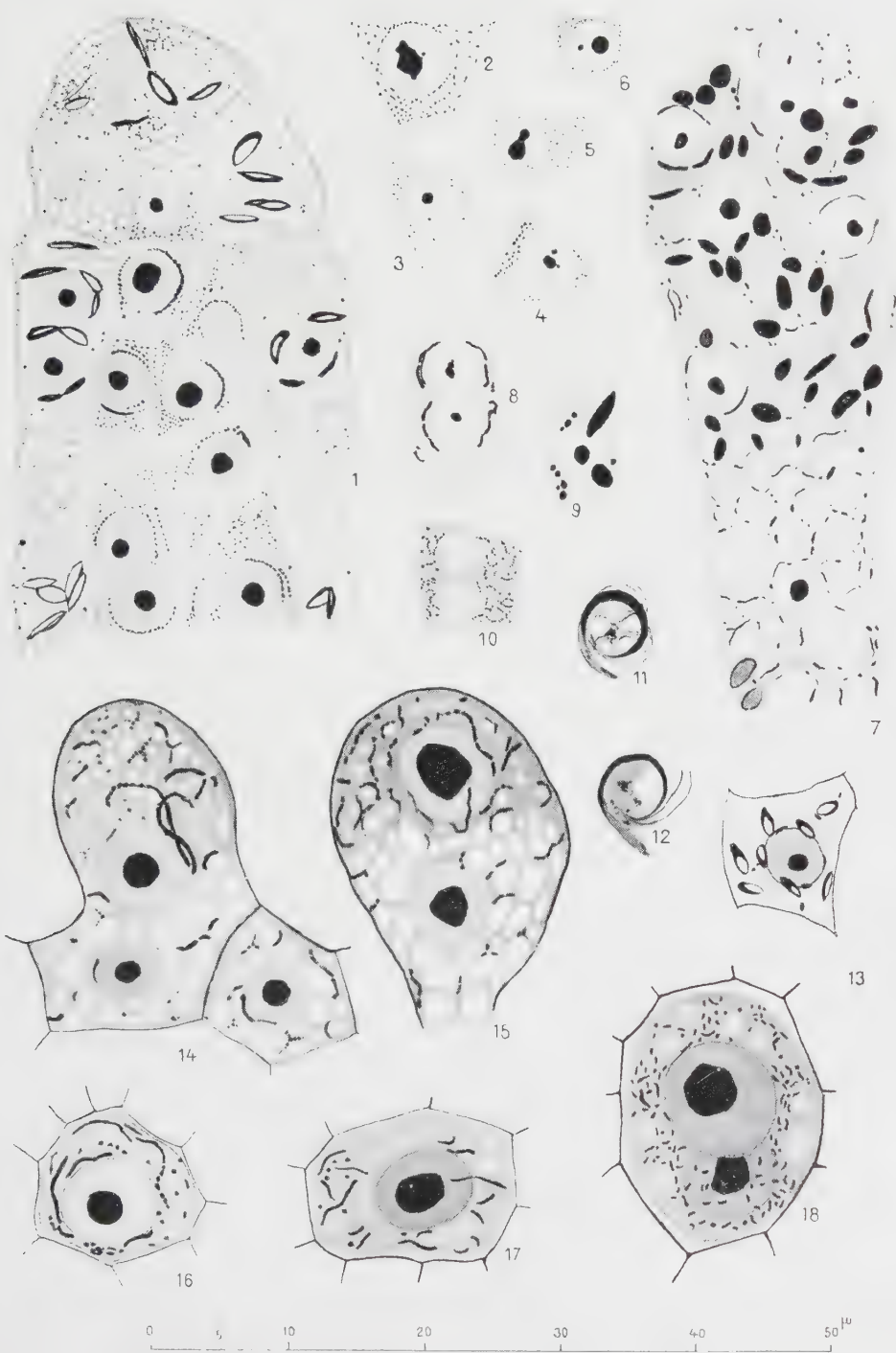
J. Motte, del.

MUSCINÉES



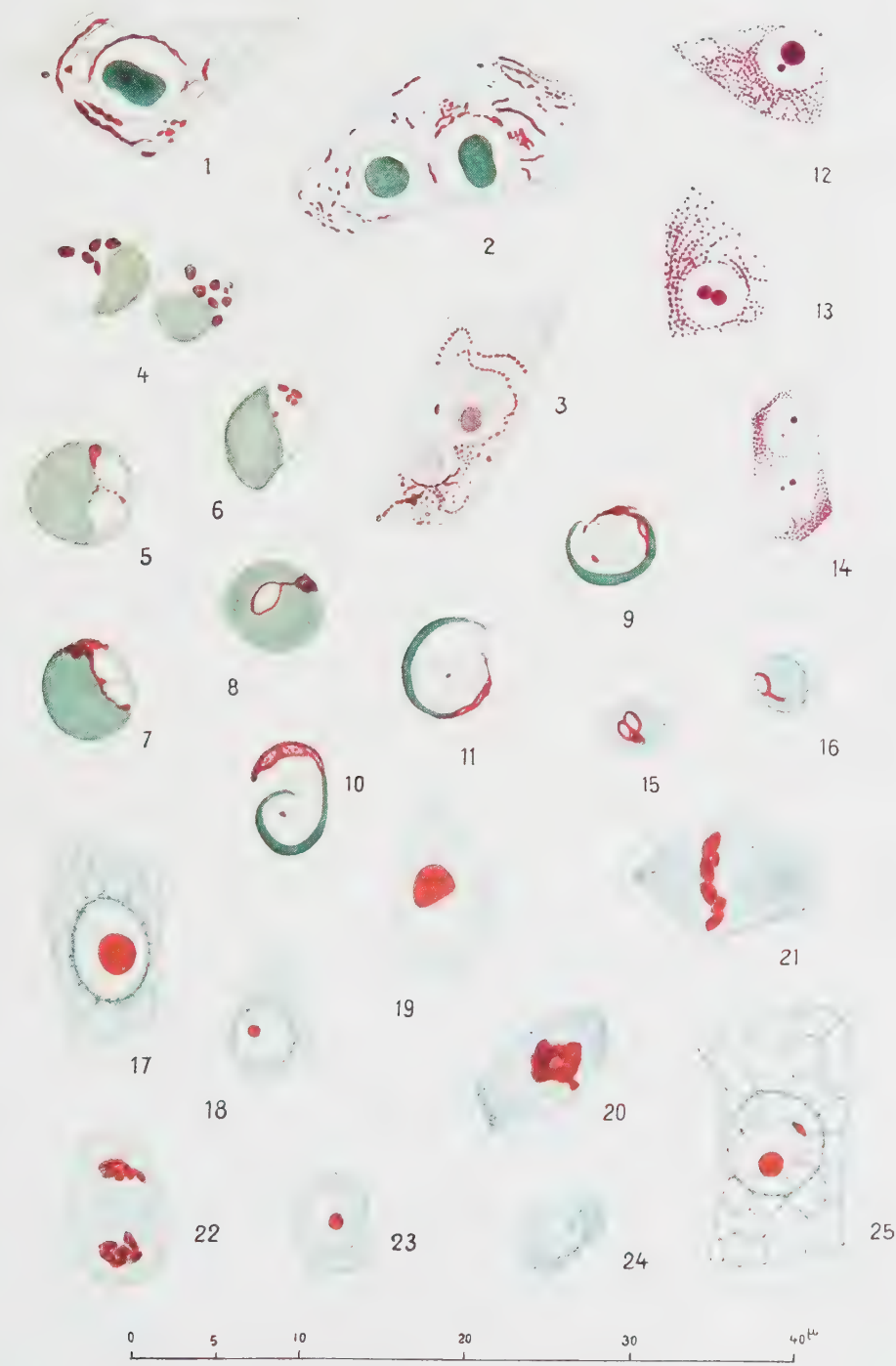
J. Motte, del.

MUSCINÉES



J. Motte, del.

MUSCINÉES



J. Motte, del.

MUSCINÉES



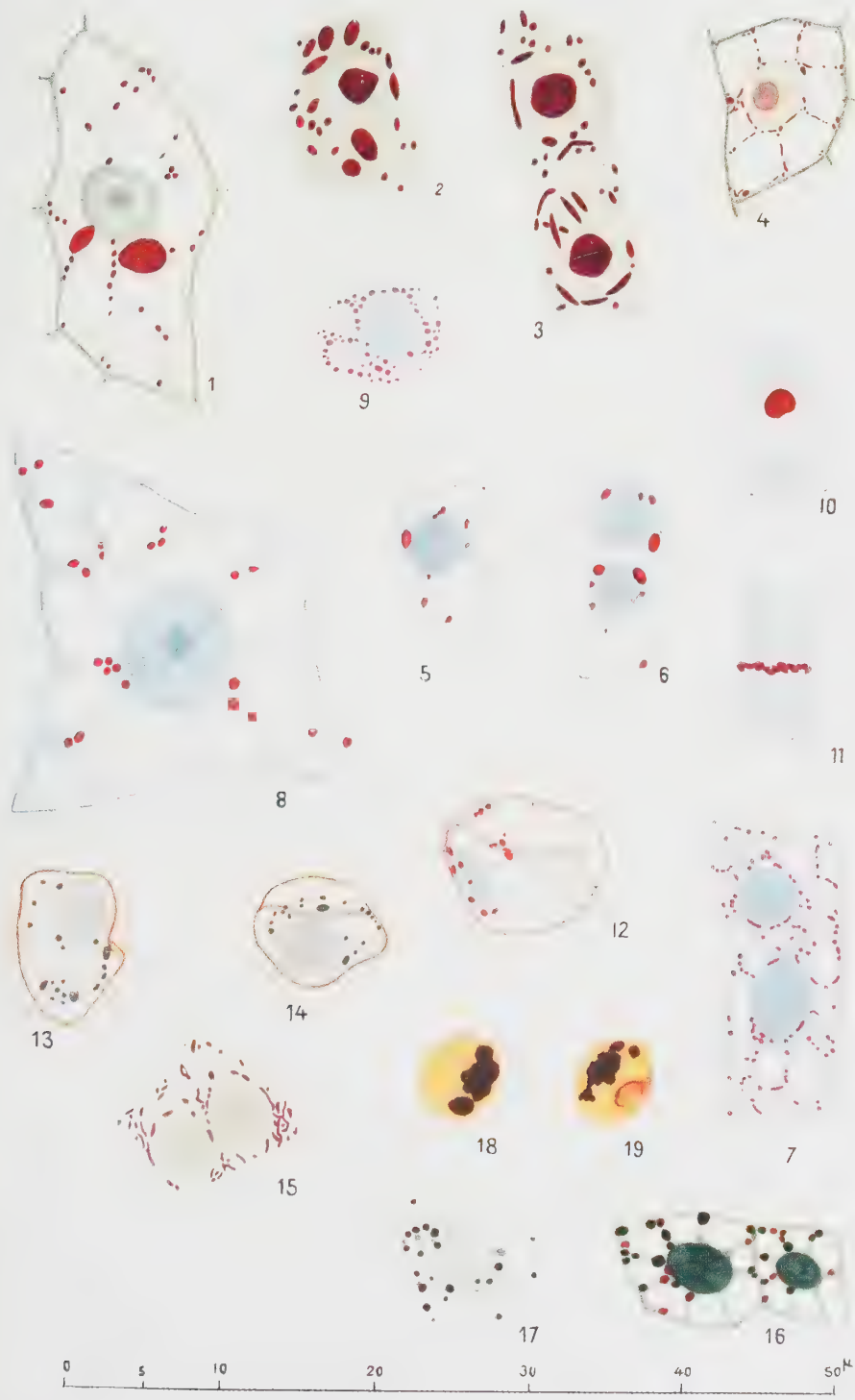
J. Motte, del.

MUSCINÉES



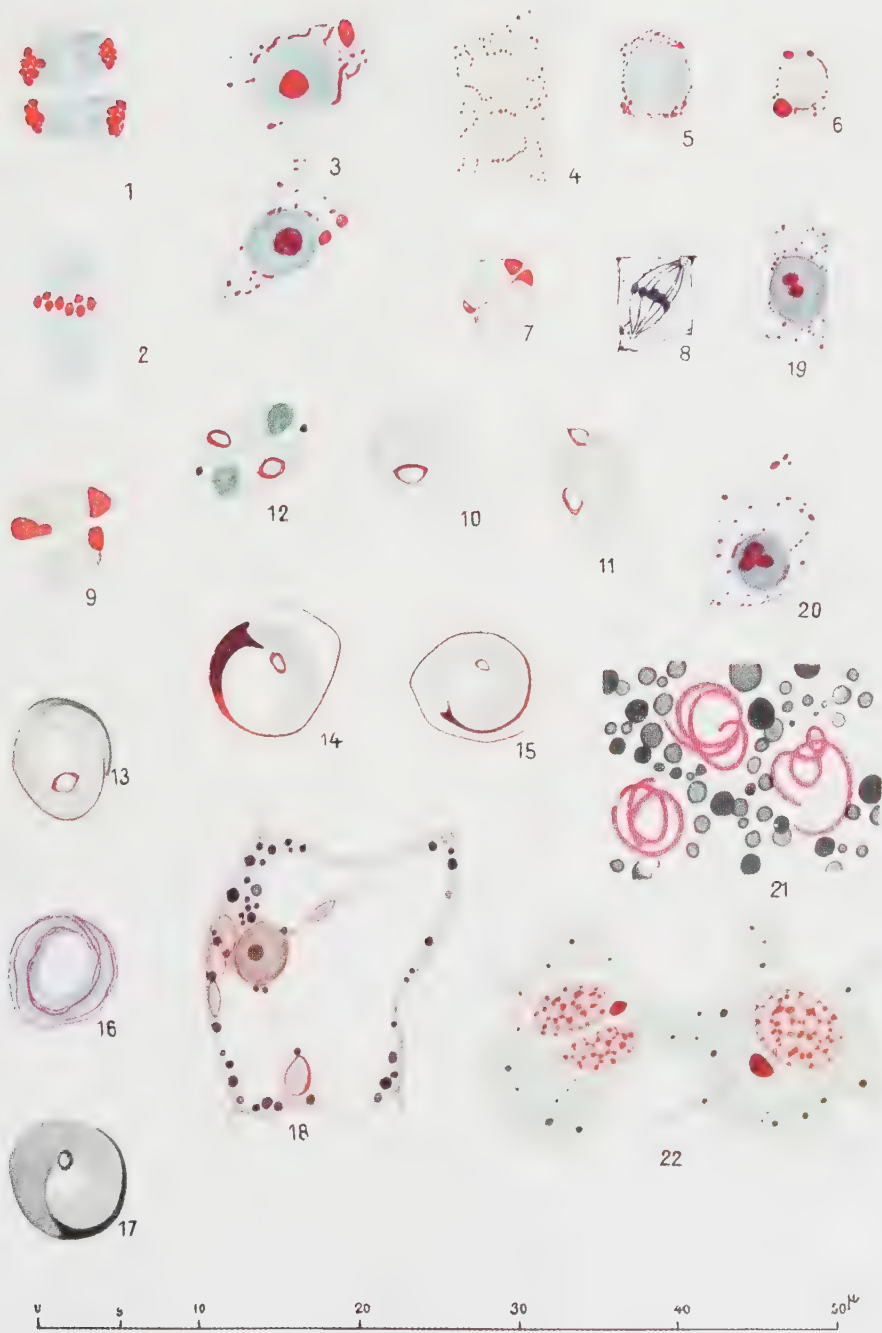
J. Motte, del.

MUSCINÉES



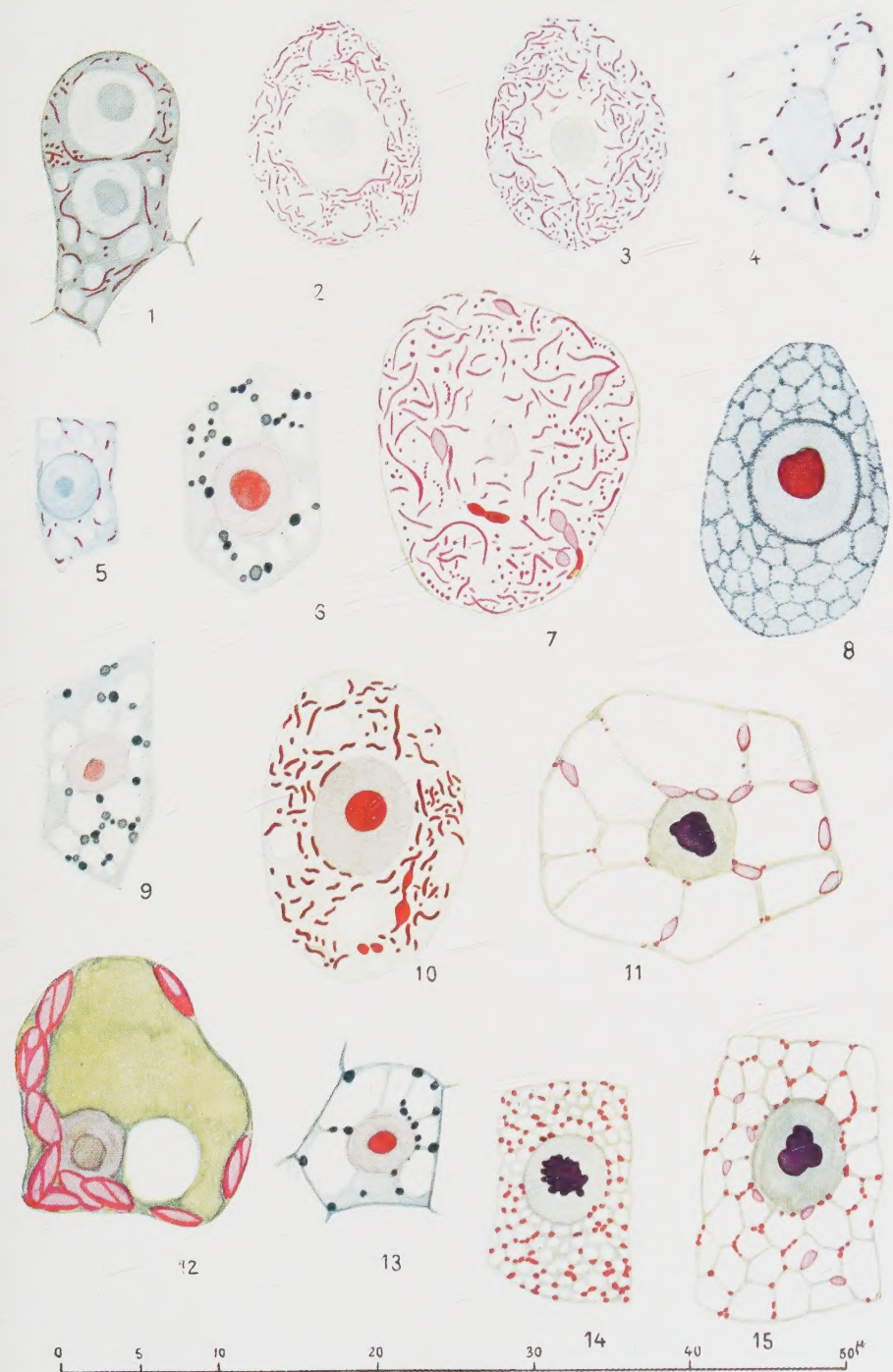
J. Motte, del.

MUSCINÉES



J. Motte, del.

MUSCINÉES



J. Motte, del.

MUSCINÉES

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

